

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-anges. (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

Fünfte Sitzung.

Donnerstag, den 3. Juni, 9—2 Uhr.

Die Rechnungsrevisoren Herr HAECKER (Stuttgart) und Herr MEISENHEIMER (Marburg) erklären, daß die vorgelegte Abrechnung sich in Richtigkeit befindet, worauf dem Schriftführer von der Versammlung Entlastung erteilt wird.

Vortrag des Herrn J. WILHELMI (Zürich):

Zur Biologie der Seetricladien.

Als ich vor einigen Jahren die (nunmehr abgeschlossene) Bearbeitung der Tricladien des Golfes von Neapel übernahm, hatte ich wenig Hoffnung, durch meine Untersuchungen wesentlich Neues über die Anatomie und Histologie derselben zutage zu fördern, da bereits eine fast erschöpfende Literatur über den Aufbau des Tricladenkörpers existierte. Ich wandte daher der bisher fast unberücksichtigt gebliebenen Biologie der Seetricladien ein starkes Interesse zu. Im Zusammenhang mit den biologischen Studien erwiesen sich auch die anatomischen und histologischen Untersuchungen fruchtbarer, als ich zu hoffen gewagt hatte, indem sich für den so kompliziert aufgebauten Tricladenkörper manch neue Deutung der Organstruktur und -funktion aufdrängte.

Über einige dieser Resultate der biologischen und histologischen Untersuchungen möchte ich hier kurz berichten¹ und gebe zur Einführung zunächst einen Überblick über das System der Seetricladien, das zugleich eine biologische Gruppierung darstellt:

I. Fam. Procerodidae, freilebend, litoral, im groben Sand und unter Steinen.

1. Genus: *Procerodes* (*Procerodes* Gir. + *Gunda* O. Schm. + *Haga* O. Schm. + *Synhaga* Czern. + *Fovia* Gir.).

1. *Pr. lobata* O. Schm. (*G. segmentata* Lang, *Synh. auriculata* Czern.), Mittelmeer und Schwarzes Meer.

2. *Pr. ulvae* (Oe.) (*Plan. littoralis* Müll., *G. graffi* Böhmig). nordeuropäische Küste.

3. *Pr. dohrni* Wilhelmi, Mittelmeer.

4. *Pr. plebeia* (O. Schm.), Ionische Inseln.

5. *Pr. jaqueti* Böhmig (*Plan. ulvae* [Uljanin]), Schwarzes Meer.

6. *Pr. variabilis* var. *isabellina* (Böhmig), südl. Südamerika.

¹ Als Fortsetzung dieser Mitteilung erscheinen im Zool. Anz., Bd. XXXIV die beiden Aufsätze: »Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladien« und »Ernährungsweise, Gelegenheits-, Pseudo- und Dauerparasitismus bei Seetricladien«.

7. *Pr. ohlini* Bergendal, südl. Südamerika.
 8. *Pr. segmentatoides* Bergendal, südl. Südamerika.
 9. *Pr. macrostoma* (Darwin), Südwestküste von Südamerika.
 10. *Pr. wandeli* Hallez (*Pr. gerlachei* Böhmig), Insel Wandel, Ant-
arctis.
 11. *Pr. hallexi* Böhmig, Baie du Torrent, Antarcitis.
 12. *Pr. wheatlandi* Gir. (*Pr. frequens* Leidy, *littoralis* [Verrill.]),
Neoplana ulvae [Gir.], *Proc. segmentata* [Curtis], Ostküste
von Nordamerika.
 13. *Pr. warreni* (Gir.), (*Vortex warreni* Gir., *Fovia warreni* Gir.,
Fovia grisea Gir., *Fovia affinis* var. *grisea* und var. *war-*
reni Gir.).
 14. *Pr. trilobata* (Stimps.) (*Fovia trilobata* Stimps.), Avatscha,
Kamtschatka.
 15. *Pr. graciliceps* (Stimps.) (*Fovia trilobata* (Stimps.)), Honkong.
2. Genus: *Stummeria* Böhmig.
16. *Stumm. marginata* (Hallez) (*Pr. marginata* Hallez), Insel
Wandel, Antarcitis.
- II. Fam. Uteriporidae, freilebend, litoral, im groben Sand und
unter Steinen.
1. Genus: *Uteriporus* Bergendal.
 1. *Ut. vulgaris* Bgdl. (? *Fovia lapidaria* Mereschkowsky), Küsten
Skandinaviens und Weisses Meer.
- III. Fam. Cercyridae, freilebend, litoral, im groben Sand und unter
Steinen.
1. Genus: *Cercyra* O. Schmidt.
 1. *Cerc. hastata* O. Schm. (*Cerc. verrucosa* Du Plessis), Mittel-
meer.
 2. *Cerc. papillosa* Uljanin, Schwarzes Meer.
 2. Genus: *Cerbussowia* Wilhelmi.
 1. *Cerb. cerruti* Wilhelmi, Golf von Neapel.
 3. Genus: *Sabussowia* Böhmig.
 1. *Sab. dioica* (Claparède), (*Planaria dioica* Clap., *Fovia affinis*
[Gamble]), Küste der Normandie und Sünglands und der
nördlichen Adria.
- IV. Fam. Bdellouridae, als Kommensalen auf *Limulus* lebend.
1. Genus: *Bdelloura* Leidy.
 1. *Bd. candida* (Gir.), (*Vortex candida* Gir., *Bd. parasitica* Leidy,
Planaria angulata Müll. [Agassiz, M. Schultze — van Be-
neden], *Planaria limuli* v. Graff, *Bd. candida* + *rustica*
[Verrill]), Ostküste Nordamerikas.
 2. *Bd. wheeleri* Wilhelmi, Ostküste Nordamerikas.

3. *Bd. propinqua* Wheeler, Ostküste Nordamerikas.

Bd. spec. (?*candida*), Singapore.

Unsichere Art: *Bd. rustica* Leidy, Ostküste Nordamerikas;
wahrscheinlich keine Triclade.

2. Genus: *Syncoelidium* Wheeler.

1. *Sync. pellucidum* Wheeler, Ostküste Nordamerikas.

V. Fam. Micropharyngidae, parasitisch auf Rajiden lebend.

1. Genus: *Micropharynx* Jägerskiöld.

1. *Microph. parasitica* Jägerskiöld (*Microbothrium fragile* Olsson),
Kattegat.

In dem Meer vorkommende Süßwassertricladen:

Dendrocoelum brunneomarginatum Böhmig und *brandti* (bisher
nur im Meere [Ostsee] gefunden);

Dendr. lacteum Oe., *nausicaae* O. Schm., *graffi* Wilhelmi;

Planaria torva Müll., *lugubris* O. Schm., *olivacea* O. Schm.,
morgani Boring & Stevens, *maculata* Leidy, *rothi*? Braun

Phagocata gracilis Leidy;

Polycelis nigra (Müll.).

1. Vorkommen der freilebenden Seetricladen. Für den Golf von Neapel war bisher das Vorkommen von Tricladen unbekannt. Nachdem ich mein erstes Material bei Messina gesammelt hatte, wies ich im Golf von Neapel vier (bzw. fünf) Arten nach. Mit großem Vorteil wandte ich eine Ködermethode an, indem ich einen frischgetöteten Fisch am Strand in Wasserhöhe unter den groben Sand legte. Auf diese Weise gelang es mir oft, in etwa einer Stunde mehrere Tausend Exemplare zu ködern. Auch auf späteren Sammelreisen war mir diese Ködermethode sehr nützlich. Die Untersuchungen mit Modifikationen derselben (dredschen und ködern in der Tiefe) zeigten, daß die freilebenden Seetricladen hauptsächlich im groben Sand und unter Steinen des Strandes im Wasserniveau, seltener in geringer Tiefe vorkommen. Schwierigkeiten ergaben sich bei dem Sammeln an Küsten, die dem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt sind, zumal da hier der grobe Sand verhältnismäßig selten angetroffen wird. Diese ungünstigen Verhältnisse traf ich z. B. bei meinen Untersuchungen an der Ostküste Nordamerikas an, doch konnte ich auch hier, namentlich bei Ebbe, wenn gröberer Sand vorhanden war, die Ködermethode mit einigem Erfolg anwenden.

Gelegentlich konnte ich auch das Vorkommen freilebender Seetricladen in porösen Steinen feststellen. Das Vorkommen derselben auf Ulven, das von einigen Autoren angegeben worden ist, halte ich ebenfalls nur für ein gelegentliches. Es erklärt sich wohl so, daß die Tiere, die von der Brandung mit dem Geröll des Strandes ver-

mengte Ulven besetzen und so auf den Ulven wieder ins Meer von der Brandung zurückgetragen werden können. Auf den mit dem Geröll vermischten Ulven fand ich *Proc. lobata* und *dohrni* sehr häufig, auf freitreibenden Ulven jedoch nie. *Proc. (Plan.) ulvae* Oe. trägt ihren Namen gewiß zu Unrecht, da sie nach OERSTED, so häufig sie auch von späteren Autoren wiedergefunden worden ist, nicht wieder auf Ulven angetroffen wurde; auch ich fand sie nur unter Steinen des Strandes. Das Gleiche gilt für *Sab. (Plan.) dioica* Clap., für die CLAPARÈDE als Aufenthaltsort »Zosterenwiesen« angab. BÖHMIG und GAMBLE fanden sie im Sande und unter Steinen des Strandes wieder auf.

Dem Plankton dürfte keine freilebende Seetriclade angehören, doch ist ein gelegentliches Vorkommen einzelner Individuen im Plankton möglich. Nach starken Schiroccostürmen konnte ich zweimal eine Seetriclade im Plankton feststellen: 1. eine wenig mehr als 1 mm lange *Proc. lobata* und 2. eine nur 2 mm lange *Cerbusowia cerruti*. Letzteres blieb das einzige Exemplar, das mir überhaupt von dieser Art zu Gesicht kam. Da sie mir während meiner mehrjährigen Küstenuntersuchungen im Golfe vollkommen entging, wäre es möglich, daß es sich um eine in einiger Tiefe lebende Form handelt, die nur durch den Sturm an die Oberfläche kam. Ich möchte jedoch annehmen, daß diese zu den Cercyriden gehörende Art, gleich den andern Arten dieser Familie, der litoralen Fauna angehört und, vielleicht von einer entlegenen Küste des Mittelmeeres durch den Sturm in den Golf verschleppt wurde.

Über Seetricladien, die in einiger Tiefe vorkommen, liegen nur wenige Angaben vor. So wurde die im übrigen litorale *P. ulvae* (*graffi*) in der Ostsee einmal in einer Tiefe von 19 m gedredt. Ebenfalls wurden dort *Dendrocoelum brandti* Böhmig und *brunneomarginatum* Böhmig in Tiefen bis zu 40 mm gedredt. Beide Arten dürften jedoch nicht den Seetricladien zuzurechnen sein, wie auch der Autor selbst, BÖHMIG, sie in seinen *Tricladida maricola* nicht aufführt.

Im Brackwasser kommen Seetricladien häufig vor, speziell an den Buchten der Küsten der Ostsee *Proc. ulvae*. Diese Art läßt sich, wie HALLEZ angibt, ohne Schwierigkeit an Süßwasser anpassen, auf die Dauer hält sie sich, wie ich feststellen konnte, jedoch nicht darin.

Die Procerodiden des Golfes von Neapel konnte ich durch graduelle Verminderung des Salzgehaltes des Seewassers (fast 4%) an ein nur 0,4% salzhaltiges Wasser anpassen. Eine Anpassung an Süßwasser gelang mir jedoch nie.

Die Untersuchungen über Verbreitung und Existenzbedingungen der freilebenden Seetricladien ergeben in Summa:

Das eigentliche Element der freilebenden Seetricladien ist der grobe Sand des Strandes; erst in zweiter Linie kommt die Unterseite von Steinen des Strandes in Betracht. Mehr oder weniger abgeschlossene Meeresteile, in denen schwächere Brandung und nur geringe Ebbe und Flut existieren, bieten, da in ihnen Strandveränderungen seltener und schwächer als an Küsten des offenen Meeres sind, offenbar die günstigsten Existenzbedingungen. Ein schönes Beispiel hierfür bieten das Mittelländische und Schwarze Meer. Ich glaube kaum, daß ein andres Meer diesem abgeschlossenen Meere hinsichtlich Artenzahl (*Proc. lobata*, *dohrni*, *plebeja*, *jaqueti*, *Cerc. hastata*, *papillosa*, *Sab. dioica* *Cerb. cerruti*) und Masse des Auftretens freilebender Seetricladien gleich kommt. Das Umgekehrte, die in Summa ungünstigen Existenzbedingungen, bieten die Küsten offener Meere, an denen durch Stürme und durch Ebbe und Flut Strandveränderungen häufiger sind. Besonders nachteilig dürfte hier sein, daß bei Ebbe große Strecken der Küste bis zum Eintritt der Flut ganz austrocknen und daß grobsandige Küsten überhaupt seltener sind. Als Beispiel möchte ich hier die Ostküste Nordamerikas anführen, an der nur zwei freilebende Seetricladien-Arten vorkommen, und zwar, im Vergleich zu dem Auftreten der Seetricladien des Mittelmeeres, in nur spärlicher Zahl.

2. Körperform und Variabilität der freilebenden Seetricladien. Die freilebenden Seetricladien, die ich, wie überhaupt die Tricladien, mit Lang von den Polycladien ableite, zeigen, als Anpassung an die Lebensweise im groben Sand, eine schlanke Körperform. Sie vermögen daher im groben Sand bequem umherzugleiten und gehen, selbst wenn bewegte See den groben Sand hin- und herrollt, in gleicher Weise ihrem Nahrungsbedürfnis nach, wie Versuche mit der Ködermethode zeigten. Zur Witterung der Nahrung dienen den freilebenden Seetricladien zwei beiderseits am Kopfrand befindliche, oft tentakelartige Sinnesorgane, durch die beiderseits zwei regelmäßige, kreisförmige Strudel erzeugt werden. Auch bei Formen, die scheinbar keine Tentakel besitzen, findet sich an den entsprechenden Stellen die gleiche Strudelerzeugung durch stärkere Wimpern. Bei den paludicolen Tricladien wird an den Kopfkanten nur je ein unregelmäßiger Strudel erzeugt. Auffällig ist, daß eine tentakelartige Ausbildung dieser Sinnesorgane unter Paludicolen nur bei den in fließendem Wasser vorkommenden Arten (*Plan. alpina*, *Polycelis cornuta* usw.) angetroffen wird. Durch die geschilderte Anpassung der freilebenden Seetricladien an die Lebensweise im groben Sand werden weiterhin außer anderm folgende Erscheinungen hervorgerufen: Erstens, sehr viele Miß- und Doppelbildungen infolge von Verletzungen und zweitens eine auf der Empfindlichkeit der Tastlappen des

Kopfes beruhende starke Variabilität der Kopfformen. So lassen sich durch Zucht der Tiere (*Procerodes*) in fauligem Wasser tentakelartige Tastlappen stark reduzieren und anderseits kann man bei Individuen mit unvollkommener Kopfform die Wiedererlangung der normalen Kopfform bei geeigneter Zucht feststellen.

3. Bewegungsweise, Funktion der Haftzellen und Bedeutung des Schleims und der Rhabditen der freilebenden Seetricladien. Ich habe früher auf Beobachtungen an Süßwatericladien hingewiesen, die dafür sprechen, daß die gleitende Lokomotion der Tricladien durch eine wellenförmige Bewegung der Bauchfläche hervorgerufen und durch die ventralen Wimpern unterstützt wird. PERAL hingegen, der die Bewegung der paludicolen Tricladien eingehend untersuchte, möchte fast ausschließlich die ventralen Wimpern als Erreger der gleitenden Bewegung aussprechen.

Für meine Deutung der gleitenden Bewegungsweise kann ich folgende neue Belege anführen:

Vermindert man durch Fütterung mit Fett vom Fisch das Gewicht der Seetricladien so, daß die Tiere das spezifische Gewicht des Wassers haben und frei im Wasser (ohne am Schleimfaden zu hängen) schweben, so sind die Tiere nicht fähig, sich durch Wimperbewegung (in sichtbarer Weise) fortzubewegen; ebensowenig gelingt es ihnen freilich in dieser Lage, eine Lokomotion durch irgendwelche Drehungen und Windungen des Körpers zu bewerkstelligen. Demnach vermögen die Wimpern der Bauchseite nur dann zu wirken, wenn sie in Verbindung mit der Bodenfläche sind. Daß die Wimpern einen Anteil an der Fortbewegung haben, steht außer Frage. Ihr Aussehen auf Schnittpräparaten spricht dafür, daß sie mehr Borsten als schlagende Wimpern darstellen und somit würde der Hauptanteil an der Lokomotion der wellenförmigen Bewegung der Bauchfläche zukommen. Hierfür spricht auch der Umstand, daß ich an Frontalschnitten häufig wellenförmig angeordnete Kontraktionen der starken Längsmuskelbündel des ventralen Teiles des Hautmuskelschlauches fand und zwar bei Vertretern verschiedener Genera. Besonders schön kommen diese Kontraktionen bei der großen auf *Limulus* lebenden *Bdelloura candida* zur Anschauung, und zwar konnte ich sie auf verschiedenen Färbmethoden sichtbar machen, z. B. bei Färbung nach HEIDENHAIN, noch deutlicher mit v. APÁTHYS Nachvergoldung. Die schönste Differenzierung ließ sich bei Doppelfärbung mit Haemalaun- (MAYER) oder Haematein I—A (v. APÁTHY) und Rubinamoniumpikrat (v. APÁTHY) erzielen, indem sich hier die kontrahierten Muskelpartien gelb und die gestreckten rot färben. Dieser Befund

scheint mir entschieden für die wellenförmige Bewegung der Bauchfläche zu sprechen, indem die Längsmuskelbündel bei den während der Gleitbewegung fixierten Tieren in ihrem Kontraktionszustande festgehalten werden.

In diesem Zusammenhang möchte ich kurz eine histologische Streitfrage streifen. Die meisten Autoren geben für die Muskelfaser der Tricladen an, daß sie im Querschnitt eine Rinden- und Markschiicht erkennen lasse, doch gehen die Angaben über die Stärke der einzelnen Schichten sehr auseinander; manche Forscher streiten auch überhaupt eine Differenzierung in Rinden- und Markschiicht ab. Ich konnte feststellen, daß die Fasern ein und desselben Muskelbündels im Querschnitt bald strukturlos und hell, bald mit schwacher, dunkler Markschiicht, bald mit nur schmaler, heller Rindenschicht versehen, bald ganz dunkel erscheinen. Ich glaube, nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen wechselnden Befund der Muskelstruktur auf den jeweiligen physiologischen Zustand, das heißt auf den Grad der Kontraktion des Muskels, zurückführe.

Über die Funktion der sogenannten »Klebzellen« und der Körperdrüsen, sowohl der erythrophilen wie cyanophilen, bin ich zu einer von der bisherigen Auffassung abweichenden Deutung gekommen. Die marinen Tricladen besitzen, wie die paludicolen, am Körpertrand auf der Bauchseite in einem Ring angeordnete hervorstehende Zellen, durch welche die stets erythrophilen Kantendrüsen ausmünden. Man nahm bisher an, daß der durch die sog. Klebzellen ausgeschiedene Schleim zur Anheftung des Körpers an den Boden diene, zu der die Tricladen in außerordentlichem Maße fähig sind. Ich konnte nachweisen, daß an den sog. Klebzellen der Seetricladen zahlreiche kleine Papillen sitzen, durch welche die Anheftung geschieht, und daß das Sekret nicht die Funktion des Klebens, sondern, indem es austritt, die des Lösens der Papillen hat. Das durch die »Haftzellen« — so nenne ich die »Klebzellen« der Autoren — ausgeschiedene erythrophile Sekret hat also gerade die entgegengesetzte Funktion, nämlich die des Lösens und Schlüpfigmachens, indem es auch bei der gleitenden Bewegung, bei der die Haftzellen des Körpertrandes als Kriechleisten dienen, ausgeschieden wird. Auch für alle übrigen erythrophilen Gebilde des Seetricladenkörpers könnte ich die gleiche Funktion des Schlüpfigmachens feststellen, und führe einige Beispiele hierfür an. 1. Außer den durch die Haftzellen ausmündenden Kantendrüsen besitzen die Seetricladen auch noch frei an der Körperoberfläche ausmündende erythrophile Drüsen. Bei *Bdelloura candida*, einer der Rhabditen entbehrenden Art, konnte ich die direkte Kommunikation dieser Drüsen mit den Kantendrüsen feststellen, woraus die

physiologische Gleichwertigkeit derselben hervorgeht. 2. Die Rhabditen, auf deren Funktion ich noch näher eingehen werde, treten auf Druck, um den Körper vor Schädigung zu bewahren, aus dem Epithel heraus und zerfallen bei weiterem geringem Druck zu einem glättenden Schleim, der sich färberisch nicht von dem der erythrophilen Körper- und Kantendrüsen unterscheidet. 3. Daß der bei der Begattung reichlich ausgeschiedene, durchaus erythrophile Schleim der Penis- und Vaginaldrüsen als Prostatasekret und Vaginalschleim die Funktion des Schlüpfrigmachens hat, dürfte wohl außer Frage stehen.

Eine gewisse Kondensität des erythrophilen Schleimes ist natürlich nicht zu leugnen. Sie dürfte z. B. beim Gleiten der Seetricladen an der Wasseroberfläche zur Adhäsion des Körpers ausreichend sein.

Außer den erythrophilen Drüsen münden auf der Körperoberfläche und besonders auf dem Pharynx cyanophile Drüsen aus. Eine Deutung dieser cyanophilen Körperdrüsen ist bisher nicht versucht worden. Soweit sie im Pharynx liegen, faßte man sie als Speicheldrüsen auf, gewiß zu Unrecht, denn als solche kämen sie nur in Betracht, wenn sie in das Pharynxlumen mündeten, während sie in Wirklichkeit fast ausschließlich auf der Pharynxoberfläche münden. Die Beobachtung, daß die Cilien des Körperepithels sich auf Schnitten stets blau färben, brachte mich auf den Gedanken, daß das Sekret cyanophiler Drüsen den Zweck habe, die Wimpern gegen die Verschleimung durch erythrophiles Sekret zu schützen. Dafür scheint mir außer dem färberischen Verhalten der Cilien der Umstand zu sprechen, daß die cyanophilen Drüsen am stärksten hinter dem breiten Teil des Haftzellenringes der unteren Kopfseite, ferner häufig gerade zwischen den Haftzellen selbst ausmünden und vom Vorderende des Tieres nach dem Hinderende zu in abnehmender Zahl auf der Bauchseite vorhanden sind. So dürfte auch die Bewimperung des Pharynx durch die zahlreichen cyanophilen Drüsen der Gefahr, bei der Hervorstreckung des Pharynx durch die erythrophilen Drüsen des Mundes verschleimt zu werden, enthoben sein. Die cyanophilen Drüsen liefern also offenbar ein zum Geschmeidigmachen der Wimpern und gewissermaßen zur Neutralisierung des erythrophilen Schleimes dienendes Sekret. Selbst für die Erhärtung erythrophilen Schleimes zu Rhabditen in den Rhabditenbildungszellen und zur Kokonkapsel in der Penishöhle, sowie bei der Auflösung der ja nur äußerlich erhärteten Rhabditen, sobald sie aus dem Epithel herausgetreten sind, dürfte das Vorhandensein bzw. Fehlen cyanophiler Drüsensekretes ein bestimmender Faktor sein.

Außer der gleitenden Bewegungsweise zeigen die Seetricladen auch

noch die spannende. Diese besteht darin, daß die Tiere, mit den Haftzellen des Hinterendes angeheftet, den Körper lang ausstrecken, das vorgestreckte Körperende dann anheften und den Körper unter Verkürzung und Verbreiterung nachziehen. Auch für diese ist die vorher besprochene alte Deutung des Schleimes als eines Haftmittels eine weniger plausible Erklärung als die Haftfunktion der Papillen der gerade am Vorder- und Hinterende so zahlreichen Haftzellen. Die spannende Bewegung wird von allen Arten nur auf Reiz, z. B. auf Verstärkung der Lichtintensität, oder auf mechanischen Reiz hin ausgeführt werden. Für die einzelnen Arten ist die Häufigkeit der Spannbewegung recht verschieden. Der Zweck derselben kann nur der sein, einer Reizeinwirkung möglichst schnell zu entfliehen; zugleich stellt die spannende Bewegung, bei der die Anheftung an den Boden eine äußerst kräftige ist, eine Sicherheitsmaßregel dar.

Als anormal ist eine gelegentlich zu beobachtende Bewegungsweise zu bezeichnen, die darin besteht, daß der Körper in starrer Haltung nur mit dem Hinterende aufliegend, langsam vorwärts gleitet (*Cercyra*). Sie wird auch bei dekapitierten Individuen beobachtet (*Procerodes*). Schließlich ist noch einer bei Cercyriden und Bdellouriden beobachteten schlagenden Körperbewegung Erwähnung zu tun. Sie stellt offenbar eine unvollkommene Schwimmbewegung dar, die von der Schwimmbewegung der Polycladen abzuleiten ist.

Von den zahlreichen Deutungen, welche für die Rhabditen versucht worden sind, haben viele etwas Zutreffendes an sich. Die meisten Forscher sind geneigt, die Rhabditen als Angriffs- und Schutzorgane aufzufassen. Auf die erstere unzutreffende Deutung komme ich noch zurück. Die letztere Ansicht halte ich für zutreffend, doch möchte ich nicht mit CHICHKOFF annehmen, daß sie dem Körper eine gewisse Widerstandsfähigkeit verleihen, sondern teile MICOLETZKYS Ansicht, auf die ich unten noch zurückkommen werde, daß sie, ausgestoßen, den Körper mit einer schützenden Schleimhülle umgeben. Zahlreiche Deutungsversuche anderer Autoren erscheinen mir jedoch haltlos. So fungieren die Rhabditen (entgegen SCHNEIDER und JENSEN) bei der Begattung nicht als Reizorgane, wie ich durch Untersuchung an lebenden und fixierten kopulierenden Individuen feststellen konnte; im übrigen finden sie sich gerade um den Genitalporus herum noch spärlicher als im übrigen ventralen Epithel. Auch als Tastorgane sind sie (entgegen SCHULTZE und v. GRAFF) nicht aufzufassen, da sie gerade an den eigentlichen Tastorganen, den Tastlappen, ganz oder fast ganz fehlen, und da außerdem ventral und dorsal zahlreiche besondere Sinneszellen vorhanden sind. Auch die Ansicht (WENDT, WOODWORTH), daß sie als eine Art Waffen zum

Beutefang dienen, ist zum wenigsten für die Seetricladen unhaltbar, da die Ernährung derselben eine ganz andre ist als die von den genannten Autoren angenommene. Die Ansicht (v. KENNEL, BÖHMIG, v. HOFSTEN), daß die Rhabditen indirekt (nach Zerfall) als Schleim zu Beutefang dienen, ist aus gleichem Grunde unzutreffend. Auch für die Annahme (BÖHMIG), daß die Rhabditen giftige Eigenschaften haben könnten, ließen sich keine Anhaltspunkte gewinnen, vielmehr wurden Seetricladen von den verschiedensten Tieren verzehrt, ohne diese zu schädigen. Ich kam zu folgendem Resultat: Die Rhabditen sitzen bei freilebenden Seetricladen im Körperepithel (dorsal zahlreich, ventral spärlicher) und zwar unter einer Cuticula. Wird dieselbe durch Druck verletzt, so treten Rhabditen heraus und zerfallen auf weiteren geringen Druck zu einem sich ganz gleich dem erythrophilen Körpersekret färbenden Schleim. Ich halte daher die Rhabditen lediglich für Schutzorgane, die zur Erhaltung des Epithels auf Druck aus diesem heraustreten und auf neuen Druck hin zu einem glättenden Schleim zerfallen und so den Körper vor weiterer Schädigung bewahren.

4. Der negative Heliotropismus. Gleich den Paludicolen sind alle freilebenden Maricolen negativ heliotrop. LOEBS Auffassung, daß hier nur eine Unterschiedempfindlichkeit und kein negativer Heliotropismus besteht, kann ich nicht teilen, da sich experimentell hierfür keine Belege im Sinne LOEBS erbringen ließen. LOEBS Behauptung, daß hier von einer Orientierung durch das Licht keine Rede sein könne, und daß die Erhöhung der Lichtintensität nur einen Bewegungsdrang hervorrufe, trifft nicht zu. Eine Orientierung fehlt nur bei diffusum Licht und bei Erhöhung der Lichtintensität zeigten die Tiere (*Procerodes*) ein Verhalten, das ganz im Sinne LOEBS als wirklicher »negativer Heliotropismus« zu bezeichnen ist.

Während bei dekapitierten pigmentierten Paludicolen Phototaxis festgestellt worden ist, konnte ich eine solche bei dekapitierten pigmentierten Maricolen nicht beobachten; die Ursache ist vielleicht in der bedeutend schwächeren Pigmentierung der Letzteren zu sehen.

5. Parasiten und Feinde. Von SCHULTZE wurde zuerst ein in *Proc. ulvae* parasitierendes Infusor, *Hoplitophrya* (*Opalina*) *uncinata* beschrieben. Auch von ULJANIN wurde dasselbe in einer Seetriclade des Schwarzen Meeres (aller Wahrscheinlichkeit nach *Proc. lobata*, von ULJANIN irrtümlich als *Proc. ulvae* bezeichnet) nachgewiesen. Ich fand dieses Infusor in außerordentlichen Mengen in *Proc. lobata* (aus dem Mittelländischen und Schwarzen Meere), ferner in *Proc. dohrni* (selten), *ulvae*, *wheatlandi*, *warreni* und in *Uterip. vulgaris*.

Zumeist finden sich die Infusorien in der Pharynxhöhle, seltener in den Darmdivertikeln. Irgend einen schädlichen Einfluß derselben auf ihren Wirt konnte ich nicht feststellen. Diese endoparasitischen Infusorien sind zweifellos mit GIRARDS »Larven« der vermeintlich lebendig-gebärenden *Proc. (Fovia) warreni* identisch, wie ich bereits früher (Biol. Bull. 08 Vol. 15) gezeigt habe.

Als Ektoparasiten beobachtete ich nur einmal eine Anzahl Tetrabothrien, die sich an *Proc. lobata* anhefteten. Es dürfte sich hier nur um einen Gelegenheitsparasitismus handeln.

Feinde scheinen die Seetricladen nur wenig zu besitzen. Ich bemerkte nie, daß sie unter den mit ihnen der litoralen Sandfauna angehörenden Tieren (Amphi- und Isopoden, Anneliden, Nemertinen usw.) zu leiden hatten. Von Fischen werden die Seetricladen als Nahrung angenommen. Seetricladen, die ich in sandfreien Becken mit Fischen (z. B. *Julis*, *Anguilla* juv. u. a.) zusammenhielt, wurden stets in ziemlich kurzer Zeit aufgezehrt. In Natura, im groben Sande, dürften sie jedoch dieser Gefahr kaum ausgesetzt sein.

Größere Seetricladen fallen vielleicht gelegentlich litoralen Krustaceen, speziell kleineren Krabben, zum Opfer. Ich beobachtete, wie eine hungernde Krabbe ein mittelgroßes *Thysanoxoon brocchi* verzehrte, wobei ihm die Zerzupfung des schleimigen Turbellarienkörpers nicht geringe Mühe verursachte.

Erwähnung ist hier schließlich auch noch des gelegentlich vorkommenden Kannibalismus zu tun.

6. Die Befruchtung der freilebenden Seetricladen. Die Befruchtung wird bei den freilebenden Seetricladen auf drei verschiedene Weisen bewerkstelligt.

Kopulation beobachtete ich nur bei den Procerodiden. Sie ist eine wechselseitige und geschieht in der Weise, daß ein Tier die Unterseite eines andern gewinnt, woraufhin unter starker Verbreiterung der beiden hinteren Körperdrittel dann die Penes kreuzweise eingeführt (*Proc. lobata*) werden. Auch können Tiere, in entgegengesetzter Richtung sitzend, mit aneinandergelegten Hinterenden eine langdauernde Kopulation ausführen (*Proc. dohrni*). Der Umstand, daß die Kopulation eine wechselseitige ist, erklärt die Asymmetrie des Kopulationsapparates.

Hypodermale Imprägnation des Sperma findet sich bei den Cercyriden. Schon BÖHMIG folgerte diese Befruchtungsart aus dem Befund von Sperma im Parenchym. Ich kann diesen BÖHMIGschen Befund bestätigen und dahin erweitern, daß ich an Schnittpräparaten von *Sab. dioica* bei Verletzung der Epidermis das direkt in die Wunde eingespritzte Sperma und seine bereits begonnene Wanderung in den

Maschen des Parenchyms feststellen konnte. Bei den Cercyriden, von denen *Cercyra* und *Cerbussowia* einen mit Stilet versehenen Penis und *Sabussowia* einen zugespitzten Penis besitzen, findet demnach die Befruchtung nach dem zuerst von LANG für einige Polycladen beschriebenen Modus statt, daß der Penis in das Gewebe eines andern Individuums gestoßen und der Samen direkt in die Wunde entleert wird.

Selbstbefruchtung, die schon von SEKERA bei Rhabdocoden beobachtet worden ist, glaube ich bei freilebenden Seetricladien festgestellt zu haben. Sehr häufig beobachtete ich Tiere (*Proc. lobata*), die das Hinterende in eigenartiger Weise ventral umgeschlagen tragen. Bei dieser Körperhaltung wird der Vaginalovidukt so zum Penis gerichtet, daß er bei Erektion direkt in diese eintreten muß. Obwohl ich den Vorgang der Selbstbefruchtung selbst nicht beobachten konnte, so glaube ich doch experimentell denselben bewiesen zu haben. Ich trennte Individuen von *Proc. lobata* das Hinterende samt Kopulationsapparat ab, züchtete sie separiert groß und konnte nach mehreren Monaten Kokonablage feststellen.

Für die übrigen Seetricladien sind durch den Bau des Kopulationsapparates die Bedingungen der Selbstbefruchtung gegeben, und zwar so, daß meist es noch nicht einmal einer Umschlagung des Hinterendes bedarf.

7. Die Kokonablage der freilebenden Seetricladien. Die Fortpflanzung scheint stets durch Kokonablage vor sich zu gehen. Beobachtet wurde die Kokonablage bis jetzt bei den meisten Procerodiden und Cercyriden. Auf GIRARDS irrierte Angabe, daß *Proc. warreni* lebendig-gebärend sei, habe ich vorher bereits hingewiesen. Form und Farbe der Kokons sind die gleichen wie bei den Paludicolen. Es finden sich kugelige, ovale, bräunliche Kokons mit oder ohne Stiel. Die Größe der Kokons schwankt zwischen 0,4—1,5 mm Durchmesser und ist auch bei ein und derselben Art variabel.

Für *Cercyra* brachte BÖHMIG den Nachweis, daß die Kokonbildung in der Penishöhle vor sich geht. Für *Procerodes* nahm man die Bildung im sog. »Uterus« an. Ich konnte auch für dieses Genus den Nachweis bringen, daß die Kokonbildung in der Penishöhle stattfindet. Die Bezeichnung »Uterus« für das Receptaculum seminis muß also in Wegfall kommen, da auch bei *Uteriporus* die Entstehung der Kokons in der Penishöhle außer Frage stehen dürfte (vgl. auch Bdellouriden). Auf die mutmaßliche Ursache der Erhärtung des Schalendrüsensekretes wies ich bereits bei der Besprechung der Funktion des Schleimsekretes des Seetricladienkörpers hin. In natura

werden die Kokons an die Unterseite von Steinen, an abgestorbene Muscheln (*Mytilus*) usw. abgesetzt.

Die Zeit der Ablage ist für die Arten verschieden, doch scheinen hauptsächlich die Frühjahrsmonate in Betracht zu kommen; einige Procerodiden des Mittelmeeres scheinen das ganze Jahr über Kokons abzusetzen. Die Zahl der ausschlüpfenden Embryonen (Procerodiden des Golfes) beträgt 2—3 (selten 1) und die Entwicklung dauert vier Wochen und mehr.

8. Die Bdellouriden, als Kommensalen auf *Limulus* lebend. Diese bisher als Parasiten von *Limulus* bezeichneten Seetricladien sind lediglich Kommensalen, indem sie sich mit dem Nahrungsabfall ihres Wirtes begnügen. Ihre Bewegungsweise ist die gleiche wie bei den freilebenden Seetricladien. Da das Schutzbedürfnis den Bdellouriden fehlt, so sind die Rhabditen bei ihnen geschwunden; nur bei *Bdell. propinqua* finden wir noch sehr kleine Rhabditen. Auch der negative Heliotropismus ist durch die Anpassung an die Lebensweise von *Limulus* unterdrückt worden.

Die Übertragung der Bdellouriden auf die Limuliden kann nur bei der Begattung letzterer erfolgen. Ihre Fortpflanzung erfolgt durch Kokonablage. Bei *Syncoel. pellucidum* findet die Kokonbildung, wie bei den freilebenden Seetricladien, in der Penishöhle statt, und der gleiche Vorgang darf wohl für die übrigen Bdellouriden angenommen werden. Auffällig erscheint, daß die Kokons der einzelnen Arten mit ziemlicher Regelmäßigkeit an ganz bestimmte Teile der Kiemenblätter des *Limulus* abgesetzt werden. Die Formen der Kokons sind recht abweichend von denen der freilebenden Seetricladien. Alle Kokons sind von bräunlicher Farbe, transparent und gestielt. Ihre Form ist ellipsoid, oval oder oblong. Die der größten Art (*Bdell. candida*) erreichen bis 4 mm, die der kleinsten (*Syncoel. pellucidum*) etwa 0,75 mm Länge. Häufig sind die Kokons am Rande mit fest-sitzenden Protozoen bewachsen. Die Kokonablage findet in den Hochsommermonaten statt.

9. Micropharyngiden, auf Rajiden parasitierend¹. Die einzige bisher bekannt gewordene Art, *Micropharynx parasitica*, lebt nach JÄGERSKIÖLD auf *Raja batis* und *clavata*. Sie weist einen blattförmigen, augenlosen Körper auf, dessen Darm dem der Polycladen ähnlich ist. Rhabditen sind vorhanden. Leider liegen für diese Art keine näheren Angaben über die Lebensweise vor.

10. Biologisches zur Phylogense. Mit LANG leite ich die

¹ Vgl. Ernährungsweise, Pseudo-, Gelegenheits- und Dauerparasitismus bei Seetricladien. Zool. Anz. 1909. XXXIV. Bd.

Tricladen von den Polycladen ab. Einige biologische Momente, die nur für diese phylogenetische Ableitung zu sprechen scheinen, möchte ich hier kurz anführen.

Hinsichtlich der Körperform finden sich Übergänge zwischen Poly- und Tricladen. Die auf Steinen lebenden und freischwimmenden Polycladen (z. B. *Thysanozoon*, *Jungia* u. a.) weisen eine beträchtliche Körperbreite auf. Polycladen, die mehr im groben Sande vorkommen, zeigen eine bedeutend schmalere Körperform und vermögen nicht mehr frei zu schwimmen (z. B. *Leptoplana*); eine ganz außerordentlich schmale und des freien Schwimmens unfähige Polyclade lernte ich in einer (noch unbeschriebenen) *Cestoplana*-Art, die in ziemlich feinem Sand im Golf von Neapel vorkommt, kennen. Zur Entstehung der Seetricladen aus polycladenähnlichen Stammformen scheint mir als rein biologisches Moment die Anpassung an das Leben im Sand die Ursache zu sein, in dem Hand in Hand mit der Veränderung der Lebens- und speziell Bewegungsweise die Streckung des Körpers und teilweise Segmentierung der inneren Organe vor sich ging.

Bei der des freien Schwimmens nicht mehr fähigen Polyclade *Leptoplana* beobachtete ich schlagende Körperbewegungen, die an die wirkliche Schwimmbewegung mancher Polycladen erinnern und nur als Schwimmversuche gedeutet werden können. Auffallend erscheint mir nun der Umstand, daß sich die gleichen Erscheinungen auch bei einigen Tricladen zeigen. So konnte ich bei Bdellouriden und Cercyriden (*C. hastata*) feststellen, daß sie die gleiche schlagende Bewegungsweise wie *Leptoplana* auf Reiz hin ausführen. Wir sehen also, daß die Übergänge, die sich zwischen Körperform und Bewegungsweise der Poly- und Tricladen finden, lediglich Anpassungserscheinungen darstellen. Bei der zum Dauerparasitismus übergegangenem Triclade *Micropharynx* finden wir andererseits wiederum die Rückkehr zur breiten Körperform der Polycladen und einen Darmbau, der sich wieder sehr dem der Polycladen nähert. Auch die bei manchen Tricladenarten mehr oder weniger deutliche Segmentierung einzelner Organsysteme (Darm, Hodenanordnung, Exkretionsapparat, Nervensystem) läßt sich gemeinsam mit der Körperstreckung als Anpassung an die Lebensweise im groben Sand (Gleitbewegung) erklären. Als Beispiel hierfür möchte ich nur das Nervensystem erwähnen. Bei den Polycladen mit breiter Körperform gehen vom Gehirn mehrere stärkere Nerven in strahliger Anordnung aus und ermöglichen offenbar die zum Schwimmen notwendige undulierende Bewegung der seitlichen Körperränder. Bei den Tricladen hingegen gehen vom Gehirn nach hinten nur zwei starke ventrale Längsnerven aus, die zahlreiche segmental angeordnete Querkommissuren aufweisen.

Offenbar hat Hand in Hand mit der Streckung der Körperform als Anpassung an die Bewegungsweise auch die Verschmelzung der bei Polycladen vom Gehirn noch divergierend ausgehenden ventralen Nerven zu einem Paar kräftiger ventraler Längsnerven stattgefunden. Bei den paludicolen Tricladen hat man auch die Zusammensetzung der ventralen Längsnerven aus mehreren Strängen erkannt und auch an den Längsnerven von *Bdelloura* konnte ich diese Zusammensetzung, ebenso bei den übrigen Seetricladen, Spuren derselben nachweisen. Ein schönes Beispiel für die Wandelbarkeit des Nervensystems bieten auch die acoelen Turbellarien, die wieder eine Teilung der ventralen Längsnerven in mehrere Äste aufweisen. Eigenartig muß es erscheinen, daß gerade die kriechenden Formen (*Convoluta*, *Amphichoerus*) unter ihnen (im Gegensatz zu den freischwimmenden¹⁾, wie v. GRAFF zeigte, eine »auffällige Verstärkung« der medialen Längsnerven aufweisen.

Herr V. H. LANGHANS (Prag):

Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden.

Wenn man das Plankton irgend eines Teiches oder Sees durch längere Zeit in regelmäßigen Intervallen quantitativ untersucht, kann man beobachten, daß die Individuenmenge jeder einzelnen Spezies zu gewissen Zeiten stark anwächst, ein bestimmtes Maximum erreicht, um endlich wieder, gewöhnlich ziemlich rasch, abzunehmen und zu einem Minimum (oder zum gänzlichen Verschwinden der Art aus dem Plankton) herabzusinken; das geschieht bei den verschiedenen Planktonspezies ein- bis zweimal im Jahre, seltener noch öfter. Der Eintritt des Maximums wiederholt sich für jede Spezies alljährlich fast genau zur selben Zeit. Die Zahl der jährlichen Maxima ist gewöhnlich für die Spezies, stets für die betreffende Population der Spezies konstant.

Bei jenen meisten Cladoceren und bei vielen andern Zooplanktonten, die einen Generationszyklus haben, d. h. in periodischer Aufeinanderfolge bald parthenogenetische Subitaneier, bald befruchtete Dauereier produzieren, fällt die Geschlechtsperiode (das Auftreten der Männchen und die Bildung der Dauereier) mit dem jeweiligen Maximum zusammen, gewöhnlich an das Ende der Maximumperiode.

¹ Mit der Schwimmbewegung der Polycladen hat die mancher Rhabdo- und Acoelen nichts gemein, indem sie lediglich durch das Schlagen der Wimpern hervorgerufen wird.

Bei den Cladoceren, die zwei Maxima haben, tritt das erste Maximum zu Beginn des Sommers ein. Auf der Höhe des Maximums werden Dauereier gebildet, worauf die Individuenzahl sehr rasch abnimmt. Das zweite Maximum fällt in den Herbst oder Winteranfang und endet wieder mit Dauereibildung. Monozyklische Arten haben ihr Maximum gewöhnlich im Hochsommer. Wenn mono- und dizyklische Arten in einem Teich oder See nebeneinander vorkommen, fällt das Maximum der monozyklischen Art meist in die Zeit zwischen den beiden Maxima der dizyklischen Art.

Das rasche Anwachsen der Individuenzahl einer Spezies zu Beginn des Sommers ist in der Regel leicht durch die Zunahme der geeigneten Nahrung, das Steigen der Wassertemperatur und andre günstige Umstände zu erklären. Weniger einfach ist die Erklärung der plötzlichen Abnahme nach dem Maximum. Wo Dauereibildung am Ende des Maximums eintritt, könnte die Abnahme der Individuen auf die geringere Eiproduktion und die Ruheperiode, welche die Dauereier brauchen, zurückgeführt werden. Diese Erklärung kann jedoch keine allgemeine Giltigkeit haben, da einerseits nicht immer Dauereibildung eintritt, anderseits erfahrungsgemäß die Weibchen nach Abwurf des Ehippiums imstande sind, sofort wieder Subitanier in großer Menge zu produzieren.

Verschiedene andre Faktoren könnten noch zur Erklärung herangezogen werden.

So könnte eine Abnahme der als Nahrung dienenden Algen die rasche Verminderung der Individuenzahl durch Nahrungsmangel verursachen, wenn etwa die Vernichtung der Algen durch die große Zahl der Cladoceren schneller vor sich ginge, als die eigene Vermehrung der Algen, oder auch wenn die Temperaturverhältnisse im See der weiteren Vermehrung der betreffenden Algenpezies eine Grenze setzen.

Zu hohe oder zu tiefe Temperaturen könnten auch direkt hemmend auf die Entwicklung der Cladoceren selbst einwirken.

Schließlich könnte auch eine zu starke Zunahme der Feinde der Cladoceren zu ihrer Vernichtung führen.

Veränderungen im Gasgehalt des Wassers, wie etwa Sauerstoffmangel oder Kohlensäureanreicherung können in der Regel nicht in Betracht kommen, da meist gleichzeitig mit der Abnahme der einen Art andre, die ebensoviel Sauerstoff brauchen, im Zunehmen begriffen sind.

Alle diese Faktoren sind schon für die periodisch wiederkehrende Abnahme der Individuenzahl im Plankton verantwortlich gemacht worden. Sie mögen auch in vielen Fällen an dem Zustandekommen der Erscheinung beteiligt sein.

Wenn man jedoch die zahlreichen bisher erschienenen Planktonuntersuchungen, besonders jene, die sich auf längere Zeiträume erstrecken, aufmerksam von diesem Gesichtspunkte aus prüft, so kommt man bald zu der Erkenntnis, daß die genannten Faktoren nicht immer vorhanden und daher nicht geeignet sind, die Regelmäßigkeit der Erscheinung der Periodizität zu erklären.

Die Temperaturschwankungen fallen höchst selten mit den Schwankungen der Individuenmenge der Planktontiere so genau zusammen, daß sich eine Beziehung zwischen beiden erkennen ließe. Speziell zur Zeit des Abnehmens des ersten Sommermaximums der dizyklischen Arten kann man gleichzeitig ebenso oft ein Zunehmen wie ein Abnehmen der Wassertemperatur beobachten. Andererseits kann man häufig sehen, daß die Tiere abnehmen, während die Menge der Algen, von denen sie leben, noch im Anwachsen begriffen ist.

Nicht minder häufig besteht auch keinerlei Übereinstimmung zwischen der Abnahme einer Art und der Zunahme ihrer Feinde.

In vielen Fällen fehlen alle die genannten Faktoren, sodaß man gezwungen ist, eine andre, allgemeinere und stets vorhandene Ursache zu suchen.

Eine solche Ursache könnte in chemischen Veränderungen des Wassers liegen, die durch die betreffenden Arten selbst hervorgerufen würden und spezifisch wirken müßten, da sie gleichzeitig die Vermehrung anderer Spezies nicht hindern dürften.

Ein Versuch, derartige chemische Veränderungen im freien Wasser selbst zu beobachten, wäre aussichtslos, da die Methoden der Chemie noch nicht weit genug ausgebildet sind, um solche Veränderungen durch Analyse des Wassers festzustellen.

Hier mußte das Experiment eingreifen.

Als Objekte für die experimentelle Untersuchung wählte ich vier verschiedene Arten aus dem Genus *Daphnia*: drei Tümpelbewohner (*Daphnia magna* STRAUS, *D. pulex* (DE GEER) und *D. obtusa* KURZ) und eine limnetische Art (*D. longispina* O. FR. MÜLLER). Alle vier Arten lassen sich leicht in kleinen Gefäßen züchten. Als Kulturgefäße wurden kleine flache Schalen von 10 cm Durchmesser und 5 cm Höhe (sogenannte Vogelschalen) gewählt. Als Futter verwendete ich in allen Fällen *Scenedesmus acutus*, eine kleine vierzellige Alge, die in Prag jederzeit aus dem Wasser der städtischen Wasserleitung in nahezu reiner Spezieszucht und in genügend großen Mengen zu erhalten ist.

Um den Einfluß von Veränderungen im Gasgehalt des Wassers auszuschalten, wurden alle Kulturgefäße mit einer so großen Menge

von *Scenedesmus* beschickt, daß der Gaswechsel der Daphnien im Vergleich mit dem der Algen vernachlässigt werden konnte. Ebenso war durch die große Menge der Algen einem eventuellen Nahrungsmangel bei stärkerem Besatz des Gefäßes mit Daphnien wirksam vorgebeugt.

Wenn man in ein derartig vorbereitetes Kulturgefäß eine oder mehrere frisch gefangene Daphnien einsetzt, so kann man zunächst eine rasche Vermehrung derselben beobachten. Nach einiger Zeit hört sie auf. Wenn nun dafür gesorgt wird, daß stets genug Nahrung vorhanden ist und daß der Verdunstungsverlust an Wasser ersetzt wird, so kann man sehen, daß die Zahl der Tiere, die sich anfangs rasch vermehrt hatten, bald wieder bedeutend abnimmt, bis nur ganz wenige übrigbleiben. Dieser Endzustand kann nun ohne Störung von außen durch Monate konstant bleiben. Nimmt man in dieser Zeit einige Individuen fort, so findet wieder Vermehrung statt; setzt man einige neue hinzu, so gehen so viele zugrunde, bis die konstante Zahl wieder hergestellt ist.

Diese Erscheinung kann, da Temperatur des Wassers, Nahrungsmenge und Gasgehalt nachweisbar konstant blieben, nur dadurch zustande kommen, daß die Tiere selbst durch ihre Stoffwechselprodukte eine chemische Veränderung des Wassers herbeiführen, die in gewisser Konzentration ihre Vermehrung hemmt, in zu starker die Tiere tötet, also jedenfalls schädigend auf sie einwirkt. Daß die Stoffwechselprodukte selbst und nicht etwa Bakterien, die sich entwickeln und von den Stoffwechselprodukten nähren, die Ursache sind, wird dadurch ziemlich gewiß, daß die Wirkung eine spezifische ist, d. h. nur die Spezies betrifft, von der die Stoffwechselprodukte herrühren. Auf diese Spezifität der Wirkung werde ich später noch zurückkommen.

Um die Untersuchung nicht allzusehr zu komplizieren, habe ich zunächst auf die chemische Prüfung der Stoffwechselprodukte verzichtet und beschränke mich auf die Erforschung ihrer biologischen Wirkungen, wobei ich vorläufig die Gesamtheit der im Wasser löslichen Stoffwechselprodukte — abgesehen vom Gaswechsel — als eine Einheit betrachte.

Die erste Wirkung, welche deutlich hervortritt, ist der Einfluß auf das Wachstum des Individuums.

Wenn man ein neugeborenes *Daphnia magna*-Weibchen sofort nach dem Verlassen des mütterlichen Brutraumes isoliert und mit reichlichem Futter versieht, wächst es außerordentlich schnell heran und trägt bereits nach 5—6 Tagen eine Anzahl von Eiern in seinem eigenen Brutraum. Nach weiteren zwei Tagen haben sich

diese Eier entwickelt und die Jungen werden abgesetzt. Wird weiterhin das Muttertier nach jedem Wurf in eine frische Kulturschale übertragen, so kann man in den günstigsten Fällen jeden dritten Tag einen neuen Wurf erzielen, wobei die Zahl der Jungen, die beim ersten Wurf schon 12—16 betragen kann, stetig bis zu 60 und mehr sich steigert¹.

Wenn man von jedem Wurf ein Junges isoliert und weiterhin so wie das Muttertier behandelt, kann man unter der Annahme, daß alle gleichaltrigen Tiere sich unter gleichen Umständen gleich verhalten, nach einem Monat von einem Tiere eine berechnete Nachkommenschaft von ca. 30 Millionen erhalten.

Derartige Versuche habe ich sowohl mit *D. magna*, als auch mit *D. pulex* und *D. obtusa* wiederholt angestellt. Die letzten Arten gaben etwas geringere Zahlen.

Das erste Muttertier wurde jedesmal aus einem frischen Wurf entnommen. Seine Geschwister wurden in dem Kulturgefäße, in dem sie geboren waren, beisammen gelassen. Auch hier wurde dafür gesorgt, daß stets genug Futter und Wasser vorhanden war, doch wurde das Wasser nicht erneuert.

Während nun das isolierte Tier sich in der oben erwähnten Weise rasch vermehrte, wuchsen die Geschwister nur äußerst langsam heran. Wenn es sehr viele waren, (manchmal 50) so gingen bald einige zugrunde. Die überlebenden kamen entweder garnicht oder erst sehr spät zur Eiablage. Dabei produzierten sie sowohl beim ersten Wurf, als auch bei späteren Würfen selten mehr als ein Ei, nie mehr als 3—4, daneben manchmal ein oder zwei Abortiveier. Es war beim Vergleich zahlreicher Versuche mit einer verschiedenen Anzahl von Tieren deutlich zu sehen, daß die Tiere um so langsamer heranwuchsen, je mehr Individuen in der gleichen Wassermenge vereinigt waren. Die Schnelligkeit des Wachstums war stets umgekehrt proportioniert der Zahl der beisammengehaltenen Tiere.

Da alle andern Faktoren, auch die Einwirkung von Bakterien², ausgeschlossen werden konnten, muß diese Hemmung des Wachstums auf die Wirkung der eigenen Stoffwechselprodukte der Tiere zurückgeführt werden.

Außer der Wachstumshemmung zeigte sich auch ein Einfluß auf die Menge der produzierten Eier.

¹ Von einem frisch eingefangenen, bereits erwachsenen Weibchen von *D. magna* erhielt ich nach fünf Tagen von zwei Würfen 186 Junge, also mindestens 93 auf einen Wurf.

² Die eventuelle Bakterienwirkung konnte durch die in späteren Versuchen nachgewiesene Spezifität der Erscheinung ausgeschlossen werden.

Ich habe schon erwähnt, daß die isolierten Tiere von *Daphnia magna* schon beim ersten Wurf 12—16 Junge absetzten und daß Tiere, die beisammengelassen wurden, beim ersten Wurf höchstens 4 Eier zur Entwicklung brachten. Dasselbe war bei *D. pulex* und *D. obtusa* zu beobachten¹.

Auch bei erwachsenen Tieren, die schon größere Mengen von Jungen auf einmal abgesetzt hatten, zeigte sich dieselbe Wirkung der Stoffwechselprodukte, wenn man die Tiere nicht isolierte, sondern mit ihren Jungen in einem Kulturgefäß beisammen ließ. Der nächstfolgende Wurf war meistens noch zahlreich, da die Eier desselben im Ovarium bereits vorgebildet waren, ehe noch der vorhergehende Wurf abgesetzt war, also noch vor der Einwirkung der Stoffwechselprodukte. Die folgenden Würfe nahmen rasch an Jungenzahl ab und verspäteten sich beträchtlich. Der vierte Eisatz enthielt meist nur noch 2—3 Eier. Nachher blieben die Tiere fast immer steril oder produzierten nur in großen Intervallen ein einzelnes Ei, das oft abortierte. Wurden die Tiere in diesem Zustande in frisches Wasser übertragen, so erholten sie sich rasch, die Eiproduktion setzte wieder ein und stieg wieder von Wurf zu Wurf.

Daraus geht hervor, daß die eigenen Stoffwechselprodukte auch hemmend auf die Fortpflanzung der Daphnien einwirken.

Neben dem Wachstum und der Fortpflanzung wird auch die regelmäßige Häutung der Daphnien durch den Aufenthalt in einem mit den eigenen Stoffwechselprodukten angereicherten Wasser ungünstig beeinflußt.

Die Daphniden werfen bekanntlich während ihres ganzen Lebens in kurz aufeinanderfolgenden Zwischenräumen ihre ganze Chitinhülle ab und ersetzen sie durch eine neue. Erwachsene Weibchen tun dies jedesmal, nachdem ihre Jungen den Brutraum verlassen haben. Da die fertige Chitinhaut keines Wachstums fähig ist, findet das Wachstum der Daphniden ruckweise unmittelbar nach dem Abwurf der alten Haut statt.

Wenn nun in den Kulturgefäßen die Konzentration der Stoffwechselprodukte einen gewissen Grad erreicht hat, sieht man bei den Tieren verschiedene Beschwerden in der Häutung auftreten. Die alte Chitinhülle löst sich nicht mehr vollständig von der Hypodermis ab. An vielen Stellen des Kopfes und des Schalenrandes (auch auf der Fläche der Schalen) bilden sich Knötchen, welche die alte

¹ Bei *D. longispina* habe ich bisher noch keine so deutlichen Resultate erzielt, weil diese Art gegen die eigenen Stoffwechselprodukte so empfindlich ist, daß schon ein einzelnes Tier, das mehrere Tage im Kulturgefäß lebt, sich selbst schädigt.

Haut mit der darunter gebildeten neuen Cuticula fest verbinden. Infolgedessen wird die alte Haut nicht vollständig abgestreift. Die Tiere schwimmen dann oft mit Resten von drei oder gar vier vorhergehenden Häutungen herum.

Da die Tiere im Moment der Häutung wachsen, bilden sich an den Rändern der nicht abgestreiften alten Hautteile Einschnürungen. Unter der alten Kopfhaut, die meist als Kappe auf dem Kopfe sitzen bleibt, quillt an den Rändern der jetzt größer gewordene Kopf heraus. Dadurch entsteht eine eigentümliche abnorme Kopfform, die man mit einem Mopskopf vergleichen könnte. Auch am Rücken und an den Schalenrändern entstehen solche Einschnürungen. Die neuangelegte Spina (Schalenstachel) findet keinen Raum zur Entfaltung. Sie verkümmert und geht schließlich ganz verloren.

Wenn man nun solche Tiere, die oft ganz abenteuerlich aussehen, in frisches Wasser überträgt, nimmt der Häutungsvorgang bald wieder normale Formen an. Unregelmäßigkeiten der Schalenkontur und etwaige Randdefekte werden schon bei der nächsten Häutung ergänzt. Nur die Verkürzung des Rostrums bleibt meistens bestehen, und der verlorene Schalenstachel kehrt nicht wieder. Die Tiere bleiben für ihr ganzes Leben der Spina beraubt.

Hatte ich diese Versuche mit *Daphnia pulex* gemacht, so glichen die Tiere jetzt vollständig der *Daphnia obtusa*, die sich bekanntlich von *Daphnia pulex* nur durch das kurze Rostrum und das Fehlen der Spina unterscheidet.

Einige solcherart umgestaltete Weibchen von *Daphnia pulex* habe ich weitergezüchtet. Ihre Jungen hatten anfangs stets eine normale Spina. Nach einigen Häutungen nahm die Länge der Spina ab. Waren die Tiere dieser zweiten Generation herangewachsen, so hatten sie meist eine viel kürzere Spina als die normalen Tiere der Spezies *D. pulex*; vielen fehlte die Spina ganz, auch wenn sie während ihres Heranwachsens keine Häutungsbeschwerden durchzumachen hatten. Diese Erscheinung trat intensiver zutage, wenn die Jungen dieser zweiten Generationen der Einwirkung der Stoffwechselprodukte ausgesetzt blieben, aber sie zeigte sich auch deutlich genug bei isolierten Tieren.

Über das Verhalten der dritten Generation kann ich vorläufig noch nichts berichten, da diese Versuche erst in letzter Zeit ange stellt wurden. Trotzdem glaube ich schon jetzt die Vermutung aussprechen zu dürfen, daß das Verhalten der zweiten Generation bereits auf eine allmähliche erbliche Fixierungstendenz der durch die eigenen Stoffwechselprodukte verursachten Gestaltsänderung hinweist.

Wenn diese Vermutung richtig ist, dann ließe sich die Ent-

wicklung der Spezies *Daphnia obtusa* aus *Daphnia pulex* auf diesem Wege erklären.

Damit würde auch die Art des Vorkommens beider Spezies stimmen. Beide findet man in kleinen Tümpeln, *Daphnia pulex* auch in größeren Teichen, *Daphnia obtusa* jedoch stets nur in sehr kleinen, meist hochgelegenen Wasseransammlungen¹, die einer starken Verdunstung und daher auch einer höheren Konzentration ausgesetzt sind. Dementsprechend zeigte auch *Daphnia obtusa* bei meinen Versuchen eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen hohe Konzentrationsgrade ihrer Stoffwechselprodukte. Alle Hemmungserscheinungen traten bei dieser Art viel später ein, als bei *Daphnia pulex*. Häutungsbeschwerden habe ich bei ihr überhaupt nur in einem einzigen Falle bemerkt.

Daß alle freien Populationen von *D. magna* und *D. pulex* mit relativer Verkürzung der Spina auf den Konzentrationsgrad ihres Wohngewässers reagieren, wird durch eine Beobachtung sehr wahrscheinlich, die ich immer wieder machen konnte.

Die Spina frisch angesammelter *D. magna* und *pulex* ist gewöhnlich sehr kurz. Wenn man die Tiere längere Zeit isoliert züchtet, kann man stets bemerken, daß die Spina von Generation zu Generation länger wird. Man kann direkt eine neue Form mit längerer Spina erzüchten. Ebenso konnte ich der *Daphnia obtusa* eine kleine Spina »anzüchten«. Bei dieser Art haben im Freien die neugeborenen Jungen meist keine Spur von einer Spina, doch kommen mitunter auch Junge mit kurzer Spina vor, die später wieder verloren geht. Hatte ich *D. obtusa* längere Zeit isoliert gezüchtet, so mehrten sich die Jungen mit Spina, die Spina hielt sich beim Individuum längere Zeit und blieb schließlich auch beim erwachsenen Tier erhalten. Daraus geht hervor, daß die Eigenschaft des Besitzes einer Spina auch bei *D. obtusa* noch in latentem Zustande vorhanden ist.

Daß *Daphnia obtusa* überhaupt von *D. pulex* abstammt, geht schon daraus mit großer Sicherheit hervor, daß eine innige Beziehung zwischen den Lokalrassen beider Arten besteht. Eine *D. obtusa* aus dem böhmischen Mittelgebirge steht in ihren Lokalrassenmerkmalen der *D. pulex* ihrer nächsten Umgebung viel näher, als z. B. der *D. pulex* aus den Alpen oder aus Istrien und umgekehrt. Daraus wäre zu schließen, daß die *D. obtusa* polyphyletisch aus verschiedenen Lokalrassen von *D. pulex* entstanden ist.

Die Entstehung selbst könnte allerdings auf zweierlei Weise vor sich gegangen sein: entweder durch Selektion mit Hilfe von Indi-

¹ In südlichen Gegenden — Karst, Algier usw. — auch in tieferen Lagen.

vidualvarianten (oder Mutanten), deren Spina abnorm kurz war oder ganz fehlte, oder durch allmähliche erbliche Festlegung des nach Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretenen Spinalverlustes.

Individualvarianten ohne Spina kommen fast in jeder Population von *D. magna*, *D. pulex* und *D. longispina*, wohl auch bei andern Daphniaarten, vor. Bei den drei genannten Arten habe ich wiederholt versucht, derartige obtusiforme Individuen weiterzuzüchten. Ihre Nachkommen hatten stets eine ganz normale Spina. Es zeigte sich nicht die geringste Tendenz zur Vererbung des Spinamangels.

Das scheint kein Zufall zu sein, sondern darauf hinzudeuten, daß die spinalose *Daphnia obtusa* nicht durch Selektion entstanden ist, sondern durch Vererbung einer infolge der Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretener Formänderung, also durch das, was man eine Vererbung erworbener Eigenschaften nennt.

Ich habe schon anfangs erwähnt, daß die Stoffwechselprodukte spezifisch wirken, d. h. nur auf jene Spezies, von der sie herrühren.

Genauer genommen wirken sie am intensivsten auf die eigene Art, schwächer auf sehr nahe verwandte und gar nicht auf entferntere Arten.

Die Untersuchung dieses Verhaltens wird dadurch erleichtert, daß Tiere, die isoliert in frischem Wasser aufgewachsen sind, nicht nur geschädigt werden, sondern sehr rasch absterben, wenn man sie in ein Kulturgefäß bringt, in dem eine größere Anzahl von Tieren derselben Art durch längere Zeit gelebt hatten, während Tiere, die bei allmählich steigender Anreicherung ihrer eigenen Stoffwechselprodukte aufgewachsen sind, bei derselben Konzentration meist nicht absterben, sondern nur die obenerwähnten Folgeerscheinungen zeigen.

Diese Erfahrung machte ich zuerst, als ich einmal infolge Mangels an frischen Futteralgen eine größere Menge von Wasser, das aus Kulturgefäßen von *Daphnia magna* stammte und reichlich *Scenedesmus acutus* enthielt, zum Ansetzen frischer Kulturen von *D. magna*, *pulex*, *obtusa* und *longispina* verwendete. Sämtliche *D. magna* waren nach 2 Tagen tot. Von *D. pulex* gingen viele zugrunde. Von *D. obtusa* nur wenige. Die *D. longispina* blieben, trotzdem diese Art sonst gegen Verunreinigung des Wassers viel empfindlicher ist, als die andern verwendeten Arten, insgesamt am Leben. Zahlreiche spätere Versuche haben diese Erfahrung bestätigt.

Dadurch ließe es sich erklären, wieso in einem Wasserbecken, das mit den Stoffwechselprodukten einer Art so angereichert ist, daß diese Art aussterben muß, eine andre in Zunahme begriffen sein kann, ohne irgendwie gehemmt zu werden.

Nur könnte mit Recht der Einwurf gemacht werden, daß die Schlüsse aus den Erscheinungen in kleinen Kulturgefäßen nicht ohne weiteres auf große und tiefe Seen angewendet werden dürfen, da hier die Stoffwechselprodukte durch die große Wassermasse und den reichlichen Zu- und Abfluß zu sehr verdünnt würden.

Dieser Einwurf ist vorläufig noch nicht vollständig zurückzuweisen. Nur möchte ich erwähnen, daß ich mit Rücksicht darauf Versuche anstellte, um die zur Erreichung der obengenannten Wirkungen nötige Konzentration der Stoffwechselprodukte für verschiedene Arten zu ermitteln. Dabei zeigte sich, daß die Minimalkonzentration, die noch wirksam ist, für *D. obtusa* am höchsten liegt, für *D. pulex* und *magna* noch ziemlich groß, bei *D. longispina* äußerst gering ist. Bei letzterer Art sind Individuen, die aus Seen stammen, viel empfindlicher, als solche aus kleinen Teichen. Stets jedoch genügte bei *D. longispina* schon ein zweitägiger Aufenthalt eines einzigen Tieres in einer meiner Kulturschalen, also eine sehr geringe Konzentration der Stoffwechselprodukte, um sehr deutliche Erscheinungen auszulösen. Vielleicht sind andre pelagische Arten, die ausschließlich in großen und tiefen Seen vorkommen, noch empfindlicher. Tatsache ist, daß eine solche Art, wie z. B. *Daphnia hyalina*, die nur in den großen und sehr tiefen subalpinen Seen vorkommt, in Aquarien am schlechtesten aushält.

Ich glaube deshalb, daß es gar nicht unwahrscheinlich ist, daß auch die periodische Zu- und Abnahme der Individuenzahl in Seen und Teichen mit der Anreicherung der Stoffwechselprodukte zusammenhängt. Hat diese einen gewissen Grad erreicht, so geht die Individuenzahl zurück — teils durch Absterben, teils dadurch, daß nie Vermehrung nicht mehr mit der Vernichtung durch Feinde usw. gleichen Schritt hält. Nach dem Verschwinden der Tiere — oder doch sobald ihre Zahl sehr gering geworden — regeneriert sich das Wasser. Wo starker Zu- und Abfluß vorhanden ist, geschieht dies hauptsächlich durch Erneuerung des Wassers. Aber auch, wo die Erneuerung langsam ist oder ganz fehlt, regeneriert sich das Wasser dadurch, daß die wirksamen Substanzen, die ziemlich labil sind, nach kurzer Zeit zerfallen. Ob dies durch Licht, Bakterien oder andre Ursachen geschieht, habe ich noch nicht näher untersucht.

Auf dieser Labilität beruht die Möglichkeit des Eintrittes eines Gleichgewichtszustandes zwischen Wassermenge und Individuenzahl, der in Aquarien bei sonst konstanten Bedingungen dadurch zustande kommt, daß Zerfall der Stoffwechselprodukte und Erneuerung derselben durch die Tiere bei einem bestimmten Verhältnis zwischen Wasser- und Individuenmenge einander die Wage halten.

Zum Schluß möchte ich noch einen Umstand erwähnen, den ich bisher nicht berührte.

Es ist bekannt, daß die Dauereibildung bei den Cladoceren stets auf der Höhe eines Maximums der Individuenzahl einsetzt. Da in den früheren Generationen ♂♂ und Ephippialweibchen fehlten, muß irgendeine Ursache vorhanden sein, die jetzt plötzlich das Auftreten der Geschlechtstiere hervorruft. Man hat diese Ursachen bisher vergeblich gesucht. WEISSMANN'S Theorie der bestimmten Generationenzahl hält einer aufmerksamen Beobachtung nicht stand.

Vielleicht hängt auch diese Erscheinung mit den Stoffwechselprodukten zusammen. Tatsächlich ist es leicht möglich, durch stete Übertragung der Subitaneiwibchen in frisches Wasser das Eintreten der Dauereibildung hintanzuhalten und eine beliebig lange ungeschlechtliche Fortpflanzungsperiode herbeizuführen. Vielleicht hängt damit auch der Ausfall der jährlichen Geschlechtsperioden bei gewissen Cladocerenpopulationen großer Alpenseen zusammen. Daß nicht die alpine Lage an sich daran schuld ist, läßt sich schon daraus ersehen, daß dieselben Arten in kleinen alpinen Seen und Tümpeln regelmäßige Dauereibildung zeigen.

Näheres über den Zusammenhang zwischen Dauereibildung und Stoffwechselprodukten werde ich an anderer Stelle mitteilen.

Vortrag des Herrn E. BRESSLAU (Straßburg) über
Farbige Tieraufnahmen (mit Lichtbildern).

Der Vortragende projiziert und erläutert eine Anzahl von Diapositiven, die im vergangenen Sommer mit den von den Gebrüdern LUMIÈRE in den Handel gebrachten Autochromplatten hergestellt und teils nach LUMIÈRE, teils nach GRAVIER entwickelt wurden. Die Bilder (durchweg Lebend-Aufnahmen) stellten dar:

1. *Salamandra maculosa*.
2. Mit *Botryllus Schlosseri*, *Heterocarpa glomerata* und *Heliactis venusta* bewachsene Miesmuscheln, ferner *Pachymatisma Johnstoni* und *Aleyonium palmatum*.
3. *Gorgonia verrucosa* mit ausgestreckten Polypen.
4. Seerosen (*Tealia crassicornis*, *Anemonia sulcata*, *Heliactis venusta*) und *Spirographis Spallanzanii* mit ausgebreiteter Kiemenspirale.
5. Verschiedene Echinodermen: *Holothuria catanensis*, *Strongylocentrotus lividus*, *Parechinus miliaris*, *Asterias rubens* und *Echinaster sepositus*.

Die Photogramme 2—5 wurden in der biologischen Station zu Roscoff aufgenommen.

Vortrag des Herrn E. MARTINI (Rostock):

Über Eutelie und Neotenie.

Mit dem Worte Eutelie schlage ich vor einen Begriff zu benennen, von dem ich hoffe, daß er mehr leisten wird, als die bloße Belastung unsrer Nomenklatur mit einem neuen Fremdwort. Es handelt sich dabei um Erscheinungen der Konstanz histologischer Elemente, wie sie besonders durch GOLDSCHMIDTS und meine Untersuchungen bekannt geworden sind, ich erinnere nur an des ersten Untersuchung über Sinnesorgane und Nervensystem von *Ascaris megaloccephala*. Wie ich nun bei Gelegenheit des vorjährigen Anatomenkongresses in Berlin mitteilen konnte, sind diese Erscheinungen, die bei der *Polygordius*larve schon früher durch WOLTERECK ermittelt sind, auch beim erwachsenen Tier nicht auf den Nervensinnesapparat beschränkt, sondern lassen sich noch in einer ganzen Anzahl anderer Organe (Muskulatur, Ösophagus bei Nematoden) und auch bei andern Tiergruppen (Rotiferen, Appendicularien) nachweisen. Man kann sich nun denken, daß solche Zellen, die für alle Individuen einer Spezies typisch sind, sich, wie man das früher auch für manche Organanlagen angenommen hat, aus einem nicht mehr gesetzmäßig geordneten Zellmaterial gesondert haben. Dies scheint z. B. für manche in gesetzmäßiger Zahl und Lage bei Tieren, die sonst keine Zellkonstanz erkennen lassen, vorkommenden einzelligen Sinnesorgane durchaus vorstellbar. Andererseits kann man sich auch denken, daß eine weit fortgesetzte determinierte Entwicklung direkt zu den Konstanzerscheinungen beim Erwachsenen führt. Dies ist sicher der Fall bei der *Polygordius*larve und bei der Konstanz im Ösophagus und der Leibeswandmuskulatur der Nematoden. Auch für Rotiferen, deren Entwicklung nach JENNINGS Untersuchung bis in hohe Stadien determiniert verläuft und bei Copelaten, für die wir aus den bekannten Verhältnissen bei Ascidien wohl ebenfalls Mosaikfurchung erwarten dürfen, scheint die Erklärung der Konstanzerscheinung beim Erwachsenen aus denen während der Entwicklung das natürlichste. Dieses Auftreten der Konstanzerscheinung beim erwachsenen Tier in Zusammenhang mit determinierter Entwicklung (determiniert hier nur im deskriptiven, nicht im experimentellen Sinne) ist es, was ich als Eutelie bezeichnen möchte¹.

Es liegt nun natürlich nahe, die Eutelie als eine besondere Erscheinungsform der Neotenie bei Tieren mit determinierter Entwick-

¹ Die Eutelie erscheint somit gewissermaßen als Krönung der zuerst durch die Arbeiten von Roux in den Bereich des allgemeinen Interesses gezogenen Erscheinungen der determinierten Entwicklung.

lung zu deuten und ich darf es daher nicht unterlassen einiges über diesen Punkt zu sagen, wobei ich natürlich von einer Erörterung des Neoteniebegriffes ausgehen muß.

Den Namen Neotenie hat bekanntlich KOLLMANN gebildet, und will damit das Behalten der Jugendform bezeichnen. Hier schon müssen wir einen Gedanken anschließen, der zunächst trivial erscheint. Wenn auch bei vielen Formen durchs ganze Leben die Veränderungen nicht aufhören, die wir dann allerdings z. T. Altersveränderungen zu nennen pflegen, die aber sicher auch in den Bereich der individuellen Entwicklung gehören, so tritt doch mit einem bestimmten Alter bei den meisten Tieren ein gewisser Abschluß in den ontogenetischen Prozessen ein, der uns eine voraufgehende Entwicklungsperiode von dem erwachsenen Zustand leidlich deutlich abgrenzt. Es wird also in der Jugend ein Stadium erreicht, das dann im Leben beibehalten wird, aber für diese Trivialität, daß die meisten Organismen ein ontogenetisches Stadium beibehalten, brauchen wir keinen neuen Ausdruck, und ich verstehe KOLLMANN auch so, daß er dies Beibehalten der Jugendform nicht meint, sondern nur dann von Neotenie spricht, wenn ein Organismus auf einer Stufe der Entwicklung stehen bleibt, über die dieselbe bei seinen Artgenossen oder bei nächstverwandten Formen, also vermutlich auch bei seinen nächsten phylogenetischen Vorfahren hinausging. Dann aber erscheint es unrichtig, wenn CAMERANO das unscheinbare Gefieder weiblicher Vögel neotenisches nennt. Dazu würde der Beweis gehören, daß sie von Formen mit Farbenpracht beider Geschlechter abzuleiten seien. Mit demselben Recht könnte man bei Säugern die äußeren ♀ Genitalien neotenisches nennen.

KOLLMANN spricht nun schon I von totaler und II in einer kurzen Bemerkung auch von partieller Neotenie, und letzterer besonders hat BOAS seine Aufmerksamkeit zugewandt.

Die sichern Fälle der ersten Gruppe fallen alle unter den Begriff der Progenese von GIARD (Axolotl, Cecidomyien) der damit das verfrühte Geschlechtsreifwerden bezeichnet. (Daher rechnet er auch Fälle wie Aphiden usw. zur Progenese, die, da das Jugendgewand nicht beibehalten wird, nicht als neotenisches gelten können.) Nur auf diese Fälle totaler Neotenie, die also zugleich neotenisches und progenetisch sind, möchte PLATE den Begriff der Neotenie beschränken. Tatsächlich kommt auch ihnen allein ein Erklärungswert in der phylogenetischen Spekulation zu. Die geringere Entwicklungsdauer und die damit ermöglichte raschere Generationsfolge und folglich schnellere Vermehrung lassen sich leicht als Vorteile dieser Anpassung vorstellen (die eben allen Fällen der Progenese eignen) und

Varietäten die zur Umbildung einer Art in dieser Richtung geeignet wären, finden wir in verschiedenen Gruppen. Zugleich zeigen diese Beispiele, daß wir die Ausbildung total neotenischer Formen nicht als allmählich, sondern besser als sprunghaft entstanden uns vorstellen.

II. Der partiellen Neotenie, bei der nur ein einzelnes Organ auf einer ontogenetisch frühen Stufe stehen bleibt, fehlt, wie wir sehen werden, jeder eigenartige Erklärungswert für die Stammesgeschichte. Jedenfalls ist hier ein großer Vorteil für die Geschwindigkeit der Generationsfolge nicht anzunehmen.

PLATE setzt partielle gleich Neotenie-Hemmungsbildung; darin sehe ich aber kein zwingendes Hindernis gegen diese Ausdehnung des Begriffes, sind doch auch bei der totalen Neotenie (Axolotl, *Salmo trutta*¹) Hemmungen im Spiel. Wir möchten aber noch weitergehen und behaupten, daß sich uns eine große Anzahl von phylogenetischen Rückbildungen und Vereinfachungen als neotenisch darstellen, in andern Fällen sich kaum von partieller Neotenie unterscheiden werden. Denn schon aus der Überlegung, daß die Ontogenese im allgemeinen vom Einfacheren zum Komplizierteren vorschreitet und auch eine phylogenetische Vereinfachung sich streng an das im Rahmen der betreffenden Gruppe nach ihrem histologischen Charakter usw. Mögliche hält, ergibt sich, daß Vereinfachtes und ontogenetisch noch Einfaches sich sehr nahe kommen werden.

Wenn wir uns auf Grund letzterer Überlegung einen Überblick verschaffen, wie phylogenetische Vereinfachungen zustandekommen mögen, so liegt es wohl am nächsten sie auf Hemmungsvarietäten zurückzuführen und zwar

II A. auf Sprunghafte Variationen, die wir ja allein gewohnt sind, Hemmungsbildungen, bzw. Mißbildungen zu nennen. Um wieder eines von BOAS' Beispielen zu wählen, würde man hierher den Cryptorchismus mancher Säuger stellen müssen, da schon wegen des bekannten ungünstigen Einflusses der Lage im Leistenkanal auf die Funktion des Hodens eine allmähliche phylogenetische Rückwanderung ausgeschlossen erscheint. (In diesem Falle könnte man sich denken, daß einzelne Hemmungsvarietäten durch Zuchtwahl zur Herrschaft gekommen sind, während in andern Fällen die ganze Art beim Einwandern in neue Lebensverhältnisse eine neotenische (Hemmungs-) Schwankung und zwar eine sprunghafte analog dem Salmonidenbeispiel von BOAS durchgemacht haben mag.)

II B. Wesentlich schwieriger gestaltet sich aber das Problem der

¹ cf. Boas, Lilljeborg.

partiellen Neotenie dadurch, daß wir auch die Möglichkeit eines gleichen Endergebnisses durch langsame phylogenetische Vereinfachung auf der Basis kontinuierlicher Variationen zugeben müssen.

II B 1. Wenn nun auch diejenigen Varianten von denen eine vereinfachte Form ihren Ausgang nahm, noch ontogenetisch die ursprüngliche Höhe erreicht haben und dann erst in den Rückbildungsprozeß eingetreten sein mögen, so ist es sehr wohl möglich, daß diese palingenetische den Beweis stattgehabter Vereinfachung enthaltende Ontogenese durch eine tachygenetische ersetzt ist, die diese Spuren nicht mehr zeigt, die Art also als neotenisches erscheinen läßt. Wenn wir bedenken, daß das biogenetische Grundgesetz dann doch nur in der geringeren Anzahl von Fällen zutrifft, namentlich aber, daß eine rasche Entwicklung doch wohl in den allermeisten Fällen so vorteilhaft sein dürfte, daß man sich bei palingenetischen Umwegen nach einem Grund umsieht, warum im Interesse der Art noch nicht cenogenetische Umbildungen damit aufgeräumt haben, so wird man sich nicht wundern, daß man von einer auf vergleichend-anatomischem Wege erkannten phylogenetischen Vereinfachung ontogenetisch keine Spur mehr findet. Ein Beispiel gebe hier die unpaare Flosse ab, von deren rückgebildeten Teilen sich bei manchen Selachiern ontogenetisch keine Spur mehr findet, während bei andern die phylogenetisch rückgebildeten Teile derselben sich auch noch ontogenetisch anlegen und wieder zurückbilden. (Bei Amnioten finden wir ontogenetisch wohl nirgends mehr sichere Reste derselben.)

II B 2. Andererseits läßt sich die kontinuierliche Rückbildung auch ohne diesen Umweg vorstellen, gewissermaßen als eine Summation geringfügiger Hemmungsvarietäten, die wir im gewöhnlichen Sprachgebrauch nicht als solche bezeichnen. Z. B. im menschlichen Sternum verschmelzen die Knochenkerne des Corpus im 6.—12. Jahre. Unter 10—11jährigen Sterna werde ich also solche mit geringerer und solche mit größerer Beteiligung des Knorpels am Aufbau des Corpus finden. Man wird die ersteren sicher nicht als Hemmungsbildungen bezeichnen, dennoch könnte diese Variabilität unter Umständen den Ausgangspunkt abgeben für die Entstehung von Rassen mit immer ausgedehnterer und länger andauernder Beteiligung des Knorpelgewebes. Um wieder auf ein Beispiel von BOAS zu kommen, so erscheint dies vielleicht die einfachste Erklärung für die Eigenart des Pferdesternum.

Welcher von den sub II genannten Wegen der gangbare für die phylogenetische Vereinfachung ist, das hängt wohl in erster Linie

von den für die Bildung von Varietäten gegebenen entwicklungsmechanischen Möglichkeiten ab, über die wir ja aber leider noch so wenig wissen. Wenn wir z. B. aus der Tatsache, daß wir die entwicklungsgeschichtliche Substitution von Knochen durch Knorpel nie beobachten, darauf schließen dürfen, daß derselben irgend welche entwicklungsmechanische Schwierigkeiten entgegenstehen, so bleibt für die phylogenetische Rückkehr zu einem knorpelreicheren Skelett der Weg sub II B 1. ausgeschlossen und nur der auf Grundlage von Hemmungsvarietäten übrig.

Übrigens ist scharf darauf zu achten, ob denn der als neotenisches angesprochene Zustand wirklich einem ehemals vorübergehenden ontogenetischen Stadium der betreffenden Form oder deren Vorfahren entspricht. Da nun eben jede Art auf einem Stadium ihrer Entwicklung stehen bleibt, so bleibt uns zur Beurteilung, ob dies Stadium auch wirklich dem früheren Durchgangsstadium entspricht, oder mehr oder weniger von ihm abweicht, nur der Vergleich mit den nächstverwandten Formen, aus deren gemeinsamen Eigenschaften wir auf die der Vorfahren der in Frage kommenden Art einen Schluß ziehen können. Wenn z. B. bei Appendicularien die Myofibrillen nur in den medialen Teilen der Muskelzellen zur Ausbildung kommen, bei den Ascidienlarven dagegen in einer bei Chordaten sonst nicht beobachteten Weise an der gemeinsamen Oberfläche dreier aneinanderliegender Zellreihen ausgeschieden werden, so läßt sich natürlich die Copelatenmuskulatur nicht als neotenisches aus der der Ascidienlarve ableiten, wenn sie auch der bei Jugendformen vieler Chordaten vorkommenden ähnelt.

Übrigens kann man auch bei diesen Vereinfachungen, die nicht direkt auf entwicklungsgeschichtlich durchlaufene Stadien zurückzuführen sind, sondern nur auf ähnliche, den sub II B entwickelten Gedankengang analog anwenden, daß sie entweder durch eine ontogenetisch noch ursprünglich nachweisbare, in diesem Falle aber nicht rein rückläufige Umbildung entstanden sein mögen, oder durch eine immer zeitigere Sistierung der Entwicklung, die aber zugleich in diesem Falle sich Schritt für Schritt mehr von der ursprünglichen abbog. Daß natürlich derlei Fälle, die überhaupt keine Neotenie mehr sind, von neotenischen oft nicht zu unterscheiden sein werden, liegt nahe.

Insgesamt, und deswegen bin ich so ausführlich geworden, sehen wir, daß die partielle Neotenie nur ein Modus eines phylogenetischen Rückbildungsprozesses ist. Wenn wir damit auch eine Vorstellung gewinnen, wie die zur stammesgeschichtlichen Vereinfachung wichtigen Variationen zustandekommen konnten, so ist damit noch nicht gesagt, warum die Stammesgeschichte nun den von diesen Varia-

tionen vorgezeichneten Weg betrat. Dies bedarf einer besonderen Erklärung, während die totale Neotenie eine solche schon involviert. Besonders die unter II B genannten Vorgänge haben für die systematisch-deszendenztheoretische Spekulation gar keinen Erklärungswert, während die sprunghafte Hemmung auch partieller Art IIA, sofern sich ein stammesgeschichtlicher Milieuwechsel der betreffenden Form vorstellen läßt, immerhin einen solchen haben könnte, wobei die veränderte Umgebung allerdings der wesentliche Faktor der Erklärung wäre.

Wenn man z. B. die azölen Turbellarien als neotenisch ansieht, so kann man sagen, sie sind eben geschlechtsreif gewordene Turbellarienlarven totaler Neotenie und Progenese und verweisen auf die analogen Fälle, wo auch durch den Vorteil relativ rascherer Geschlechtsreife dieselbe bei der Jugendform typisch geworden ist, und dann sehr wohl eine zweite Sexualperiode usw. in Wegfall kommen konnte. Läßt sich aber zeigen, daß zwischen Azölen und Larven die Unterschiede doch so groß sind, daß totale Neotenie nicht angenommen werden darf, dann hilft uns die partielle auch nicht viel. Sie sagt nur, es kann hier ontogenetisch eine Hemmung vorliegen. Aber staunend fragen wir, wie konnte dann Pharynx und Darm bei Tieren wie unsern z. T. hochgradig räuberischen Convoluten phylogenetisch zurückgebildet werden, an was für Verhältnisse soll das eine Anpassung sein? und wir verlangen eine Antwort auf diese Frage, ehe wir die Neoteniehypothese als wahrscheinlich gelten lassen sollen.

Übrigens um die Sache nochmals positiv zu wenden, scheint es höchst wahrscheinlich, daß alle phylogenetischen Umwandlungen, also auch die Rückbildungen und Vereinfachungen zu den in der Individualentwicklung gegebenen Verhältnissen und Möglichkeiten in engem Abhängigkeitsverhältnis stehen und sich daher in innigem Anschluß an die Ontogenese abspielen werden.

Diese letztere Annahme wird uns von Wert sein, wenn wir die Stellung der Eutelie zur Neotenie betrachten.

Wenn wir im Anfang sagten, es läge nahe, die eutelischen Formen als neotenische von Gruppen mit determinierter Entwicklung abzuleiten, so kommt hier wohl nur die totale Neotenie, die Progenese, in Frage. Für eine der eutelischen Gruppen, die Nematoden, kennen wir überhaupt keine Verwandten, von denen wir sie als neotenisch ableiten könnten. Schon das spricht für eine Unabhängigkeit beider Erscheinungen. Ferner konnte oben aus der Muskelstruktur gezeigt werden, daß die Appendicularien sich nicht als neotenische Ascidienlarven darstellen, da sie ursprünglichere Ver-

hältnisse zeigen als diese¹. Über die Rotiferen möchte ich vor eigenen gründlichen Studien mir kein Urteil erlauben.

Wenn wir ferner den Sinn der Eutelieerscheinungen suchen, so scheint derselbe mir der zu sein, daß ein möglichst einfacher Organismus mit den sparsamsten Mitteln, aber präzisester Arbeit (determinierte Entwicklung) schnell zur Geschlechtsreife (oder einem sonst für die Spezies besonders wichtigen Stadium) gefördert wird. Dies soll der Name Eutelie ausdrücken.

Diese Tendenz bedingt große Rückbildungen und Vereinfachungen und in dieser Beziehung sehen wir dann auch einmal die verschiedenen Copelatengruppen sehr verschieden weit vorgeschritten, zweitens aber auch die meisten Angehörigen dieser Klasse den Ascidienlarven gegenüber außerordentlich vereinfacht, die einzelnen Zellelemente dagegen wieder in mancher Beziehung höher differenziert und spezialisiert als bei diesen.

Es ist natürlich nicht unwahrscheinlich, daß manche der hierzu nötigen Schritte in direktem Anschluß an die Ontogenie erfolgten, also mehr oder weniger ausgiebige Entwicklungshemmungen dabei eine Rolle spielen mögen. So erscheint es uns als das Plausibelste, daß die Appendicularien nicht geschlechtsreife Ascidienlarven, die Rotiferen nicht geschlechtsreife Wurmlarven sind, sondern Formen, die wohl in mancher Hinsicht ursprüngliche Charaktere bewahrt haben, andererseits aber auch ihren Stammformen gegenüber mancherlei Vereinfachung z. T. im engen Anschluß an ontogenetische Stadien erfahren haben.

Daß für solche Rückbildungen bzw. Vereinfachungen wir gerade hier in der Ontogenese keine Anhaltspunkte zu finden erwarten dürfen, ergibt sich aus der ökonomischen Tendenz der ganzen Erscheinung, zu der ontogenetische Umwege direkt in Widerspruch stehen würden.

Wenn also auch Eutelie und totale Neotenie unserer Anschauung nach den Nutzeffekt rascher Generationsfolge gemein haben, so verfahren sie doch sehr verschieden. Die Neotenie erreicht dies Ziel, indem sie einfach ein Stück der Entwicklung wegschneidet, die Eutelie durch Vereinfachung und Präzisionsarbeit. Nur indem sich die Eutelie dabei vielleicht der Entwicklungshemmung bedient, berührt sie sich auch in ihren Mitteln mit der Neotenie im weiteren

¹ Vgl. über diesen Punkt die Figg. 5, 6 und 7 des folgenden Vortrages, ebenso sind die Struktur der Schwanzflosse und die Kernverhältnisse der Schwanzmuskulatur nicht zu erklären, wenn man die Appendicularien direkt von Ascidienlarven ableiten will.

Sinne. Beide Begriffe sind also verschieden, wenn sie sich auch schneiden.

Bezüglich des Neoteniebegriffes möchte ich nun aber noch, nachdem ich ihn bisher in weitester Ausdehnung gebraucht, dem Wunsche PLATES mich anschließen, daß er auf die Fälle totaler Neotenie beschränkt bleibe, allerhöchstens darf er wohl auf die Fälle übertragen werden, wo die zur partiellen Neotenie führende Hemmungsvarietät als deutlich sprunghaft wahrscheinlich gemacht werden kann. Die unter II B 1 gegebene Entwicklungshypothese fällt ja bereits überhaupt aus dem Bereich des Neoteniebegriffes heraus und die sub II B 2 gegebene wird im Effekt ihr so genau gleichen, daß wir niemals in der Lage sind zwischen beiden zu entscheiden. Da beide wie gesagt nur Formen sind, unter denen Rückbildungs- oder Vereinfachungsprozesse ablaufen, ohne dieselben phylogenetisch zu erklären, so glaube ich nicht, daß es zweckmäßig ist, den in seinem zugleich dem Progenesebegriff angehörenden Teil so scharf definierten und dabei sehr nützlichen Neoteniebegriff, durch Aufnahme aller möglichen Rückbildungserscheinungen, die sich vielleicht aus Hemmungsbildungen erklären lassen, zu verwässern.

Begrenzen wir den Neoteniebegriff in dieser Weise auf die Fälle, für die ihn KOLLMANN schuf, so fehlt ihm jede Berührung mit dem Euteliebegriff. Die eutelischen Formen sind dann eben eutelisch und nicht neotenisch.

Bezüglich des Umfangs des Euteliebegriffes möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn wir als sein Wesentliches die beschleunigte Erreichung eines Zieles, durch Vereinfachung desselben und einen präzisen Entwicklungsmechanismus sehen, dieses Ziel ein verschiedenes Stadium der Entwicklung wird sein können, das der Geschlechtsreife oder ein andres, sofern es durch seine Wichtigkeit für die Art die Entstehung eines exakten rasch beendbaren Entwicklungsmechanismus hervorrufen kann. Zu Fällen dieser Art würde der von WOLTERECK untersuchte der *Polygordius*larve gehören, die wir also auch als eutelisch bezeichnen müßten. Hier scheint es das als Flugsame benutzte Larvenstadium zu sein, das für die Art von großer Bedeutung ist.

Wie weit bei zellreicheren Tieren die Erscheinungen der Konstanz histologischer Elemente gehen, ist einstweilen, wo deren Kenntnis noch in den Anfängen steckt, nicht abzusehen.

Vortrag des Herrn E. MARTINI (Rostock):

Über die Segmentierung des Appendicularschwanzes.

(Mit 7 Figuren.)

Wenn ich zu einem so problematischen Gebiet das Wort ergreife, so geschieht das nicht in der Hoffnung, die Menge der hier schwebenden Fragen zu lösen, sondern nur mit der Absicht, Gedanken zu äußern, die durch einige Arbeiten der letzten Zeit angeregt wurden.

Wenn wohl mehr und mehr der Stamm der Chordaten, bestehend aus Tunicaten und Vertebraten Billigung findet, so scheint mir die Frage, ob wir die Vertebraten von segmentierten Formen ableiten müssen, zunächst eine Aussprache darüber zu verlangen, ob denn eine primäre Metamerie (nicht im Sinne IHLES) sich für den ganzen Chordatenstamm dartun läßt. Erst auf dieser Untersuchung fußend, würden wir uns nach den nächsten Verwandten der Chordaten umsehen können. Den Bau der (hypothetischen) Verwandten, nämlich der Enteropneusten usw. zur Beurteilung des ursprünglichen Baues der Chordaten heranzuziehen, halte ich für einen methodischen Fehler. Es würde sich dies Verfahren nur rechtfertigen, wenn eben die Enteropneusten außer dem in Frage kommenden archimeren Bau noch so deutliche Übereinstimmung mit den Chordaten zeigten, daß an ihrer phylogenetischen Zusammengehörigkeit nicht zu zweifeln wäre. Diese letztere wird von ihren Vertretern gestützt durch die Tatsache des Vorhandenseins von Kiemenspalten bei beiden Gruppen und eines Darmabschnittes bei den Enteropneusten, der sich als Urform einer Chorda deuten ließ. Wenn nun die Homologisierung eines bei einem komplizierten erwachsenen Tier bestehenden Divertikels mit der in den ersten Entwicklungsphasen entstehenden Chorda nicht wenig Schwierigkeit macht, so hatte die ganze Sache nur so lange überhaupt Wert, als die entodermale Entstehung der Chorda über allen Zweifel erhaben schien. Jetzt wo diese Angelegenheit zum mindesten kontrovers geworden ist, läßt sich mit jenem Darmdivertikel kein Argument, weder für noch gegen die Chordatenverwandtschaft der Enteropneusten bilden. Bleibt nur noch die Kiemenatmung. Und ist es denn so undenkbar, daß dieselbe sich zweimal im Tierreich unabhängig entwickelt habe? (Vgl. Tracheen bei Siphonophoren und Arthropoden.)

Versuchen wir den andern Weg, die Untersuchung der Chordaten selbst, so ist es fraglos, daß die Vertebraten segmentiert sind. Auch die Tunikaten, wenigstens ursprünglich? Die erwachsene Ascidie und Salpe zeigt keine Spur von Metamerie dem unbefangenen Beobachter. Ebenso wenig ist bisher eine solche bei der Ascidienlarve

nachgewiesen. Die Muskulatur läßt sie vermessen (vgl. SEELIGER), die metameren Nerven, die KUPFFER sah, spielen hier keine Rolle mehr, nachdem kein späterer Beobachter, auch nicht so ausgezeichnete wie FOL, SEELIGER und USSOW trotz lebhaften Suchens eine Spur von solchen finden konnten. Daß es mir nicht besser ging, weder an *Ciona*- noch an *Phallusia*- noch an Synascidienmaterial, weder an lebendem noch an fixiertem brauchte ich daher eigentlich nicht erst zu erwähnen.

Dagegen besteht um die Deutung der Appendicularien als metamerer Tiere ein lebhafter Kampf, indem sich erst kürzlich IHLE für Archimerie, d. h. für das Fehlen einer den Vertebraten entsprechenden Segmentierung aussprach. Er tritt damit auf die Seite von SEELIGER, RANKIN und andern gegen RAY LANKESTER, VAN BENEDEN und neuerdings DAMAS. Die Frage steht kurz gesagt so: eine Skleromerie, die etwa den Myokommata des *Amphioxus* entspräche, fehlt, das wird allgemein zugegeben. Eine Neuromerie fehlt, was die Ganglien betrifft, ebenfalls, wie wohl jetzt auch als allgemein anerkannt gelten darf gegen die älteren Darstellungen von RAY LANKESTER¹. Dagegen zeigt sich eine als Metamerie deutbare Anordnung der vom Rückenstrang abgehenden Nerven, bei einigen Formen deutlicher als bei andern, und eine als Metamerie deutbare Anordnung der Muskulatur. Diese beiden Punkte wären also zu prüfen.

Bei den Fritillarien liegen die Verhältnisse insofern einfach, als notorisch die Muskulatur jederseits der Chorda nur aus einer Reihe Zellen aufgebaut ist, eine Zellreihe kann man aber zunächst nicht als ein metameres Organsystem auffassen. Die Oikopleuren besitzen eine zu Anfang ebenso gebaute Muskulatur (GOLDSCHMIDT), wenn sich in derselben auch bald mehr Kerne zeigen (SEELIGER), um aber dann wieder zu zehn netzförmigen Kernen zu verschmelzen. So liegt es am nächsten, auch hier Metamerie abzulehnen und die Muskulatur als aus zehn hintereinander gelegenen Zellen, deren Grenzen sich ja leicht nachweisen lassen (SEELIGER, MARTINI, DAMAS), zu deuten. Bindegewebe dringt ja zwischen die Zellen nicht ein.

Dies angenommen, was erfordert die anscheinende Neuromerie für eine Deutung? Da ist zunächst die Frage, welche Nerven sind motorisch, welche sensibel. Weil es sich bei den Schwanzmuskeln der Appendicularien und ebenso der Ascidienlarve um quergestreifte Elemente handelt, ist anzunehmen, daß diese im ganzen Chordatentypus monophyletisch sind und daher in ihrer Innervierung sowie auch in der Entwicklung sich im wesentlichen gleichartig verhalten.

¹ Eine solche fehlt aber auch bei *Amphioxus*.

Wie wir von DAMAS wissen und ich bestätigen kann, finden sich bei den Oikopleuren zwei Arten von Nerven, die in Fig. 1 und 2 mit *m* und *s* bezeichnet und in Fig. 3 stärker vergrößert wiedergegeben sind. Die einen (*m*) finden sich je ein Paar auf einem (rechten und linken) Muskelabschnitt, den wir als je eine Zelle deuteten, und dies, sowie die deutlichen, wenn auch bei verschiedenen Formen in verschiedener Anordnung sich findenden motorischen Endplatten machen dieselben deutlich als motorische Nerven kenntlich. Sind nun die andre Art Nerven sensible? Wenn DAMAS annimmt, daß jeder Muskelabschnitt (nach ihm Segment) in der halben dorso-ventralen Höhe durch einen allerdings nicht sichtbaren Spalt in eine dorsale und ventrale Hälfte getrennt wird, durch den dann ebenfalls unsichtbare

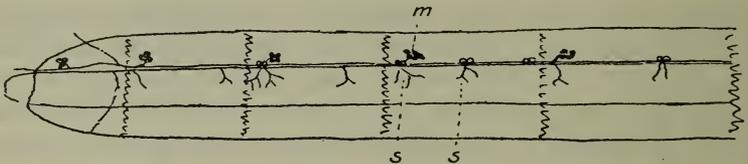


Fig. 1.

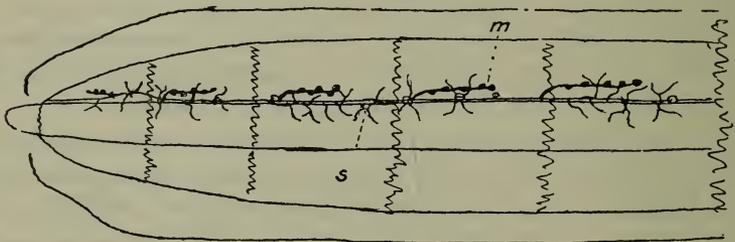


Fig. 2.

Fig. 1. Die ersten fünf Muskelfasern im Schwanze der *Oikopleura dioica* mit Nerven (nach DAMAS).

Fig. 2. Dasselbe von *Oikopleura longicauda* schematisch. *m*, motorische, *s* sensible Nervenenden.

Fortsetzungen der Nerven hindurchtreten, um sich unter der Haut zu verteilen, so ist, abgesehen von dem Indiskutabeln solcher Flucht ins Übersinnliche, schon aus den häufigen Läsionen des Integuments zu schließen, daß dasselbe eben nicht sehr empfindlich ist, Sinneszellen fehlen in ihm dabei völlig. Vor allem aber verzweigen sich die Nerven bereits medial von der Muskulatur so weit, daß wir einen breiten Spalt, der eben sicher nicht existiert, für ihren Durchtritt voraussetzen müßten. Also sensible Fasern im Sinne von DAMAS sind es nicht.

Was machen wir dann aus ihnen? Die Muskulatur der Copelaten ist quergestreift, also wohl für monophyletisch mit der quergestreiften

Muskulatur der übrigen Chordaten entstanden zu denken. Wir werden also bei ihr die gleiche Nervenversorgung erwarten wie bei der quergestreiften Muskulatur der Vertebraten. Bei diesen finden wir aber außer den motorischen Endigungen auch sensible für den Mus-

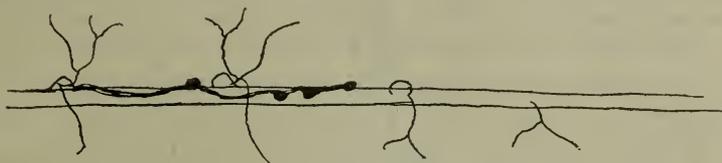


Fig. 3.

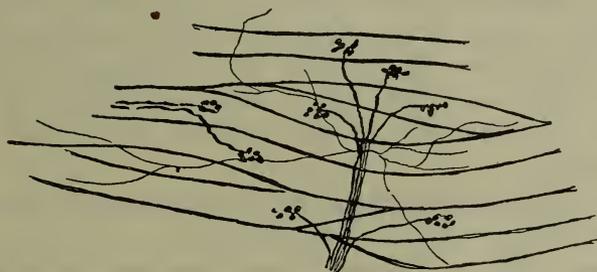


Fig. 4.

Fig. 3. Motorische und sensible Nervenenden von *Oikopleura longicauda* bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 4. Nervenendigungen in Interkostalmuskelfasern vom Kaninchen (schematisch nach STÖHR).

kelsinn, und wenn man die Skizze Fig. 3 mit der nach einer Figur im Stöhrschen Lehrbuch entworfenen Fig. 4 vergleicht, wird die Übereinstimmung wohl sichtbar, besonders bei Berücksichtigung der sich aus der geringen Zahl und der relativen Breite der Muskelfasern bei *Oikopleura* ergebenden Besonderheit. Wenn wir auch noch zu-

fügen, daß diese sensibeln Fasern bei *Oikopleura dioica* zu je zwei Paaren auf ein Muskelfaserpaar kommen, bei den andern Formen aber unregelmäßig verteilt zu sein scheinen, so sehen wir, daß die Nervenverteilung im Schwanz eben genau diejenigen Verhältnisse bietet, wie sie einer Reihe hintereinander geordneter Muskelfasern entsprechen würden.

Wir kommen also bei den Appendicularien zunächst völlig mit der Annahme durch, daß es sich in ihrem Schwanz um einen Muskel bestehend aus einer Längsreihe von zehn Zellen und der sich daraus ergebenden Verteilung der motorischen und sensiblen Nervenendigungen in demselben handelt. Darnach haben die Appendicularien keine den dorsalen Wurzeln der Vertebraten vergleichbare Nerven. Denn die sensiblen Endigungen im Muskel entstammen nach BOEKE bei *Amphioxus* so gut wie die motorischen der ventralen Wurzel. Es liegt also keine Schwierigkeit darin, daß bei Copelaten die motorischen Fasern sich weniger ventral halten als die andern. Da nun auch bei Ascidienlarven kein sicherer Nachweis von Metamerie erbracht ist, so scheint zunächst kein Grund vorzuliegen, um die Tunikaten als ursprünglich segmentierte Tiere aufzufassen.

Und doch lassen sich für letztere gewichtige Argumente ins Feld führen, die sich im wesentlichen aus der Berücksichtigung der bei Copelaten vorliegenden Eutelie bei der Beurteilung ihrer Anatomie ergeben. Die eutelischen Formen sind, wie wir im vorigen Vortrag sahen, als rückgebildete oder vereinfachte anzusehen, deren Zellenzahl erheblich reduziert ist, während die einzelnen Elemente histologisch z. T. hoch spezialisiert sind. Wir bekommen damit für unser Urteil eine der Anschauung IHLES entgegengesetzte Grundlage, da dieser keine Veranlassung für die Annahme bedeutender Rückbildungen findet.

Könnte nun eine Muskulatur wie die der Appendicularien durch Eutelie aus der eines nach Art der Vertebraten segmentierten Tieres hervorgehen? Mir scheint es. Betrachten wir die beigegebenen schematischen Schnitte von *Amphioxus*, *Clavellina* und *Fritillaria*, so brauche ich auf die allgemeinen wohlbekannteren Übereinstimmungen der Topographie nicht einzugehen.

Bezüglich des Mesoderms fehlt den beiden Tunikatengruppen eine Leibeshöhle und den Fritillarien auch das Mesenchym. Das kann man sehr wohl als Rückbildung deuten, besonders wenn man beachtet, daß auch bei den beiden andern eutelischen Gruppen, den Nematoden, Rotiferen das Mesenchym auf ein Minimum reduziert ist. Es würde vom Mesoderm im *Amphioxus*-Querschnitt also nur die Gruppe der Muskelzellen, mit lateralen Kernen und basalen Fibrillen

übrig bleiben. Und ist die Zahl dieser dann ebenfalls auf eine, aber um so größere Zelle reduziert, so liegt bereits der Copelateschwanz vor. Daß eine solche Reduktion den übrigen Vereinfachungen im Appendicularienorganismus durchaus entspricht, lehrt z. B. ein Vergleich mit den Kiemen, deren ganzer Apparat bei *Fritillaria* aus sieben großen Epithelzellen gebildet wird gegenüber so zahlreichen Zellen der übrigen Chordaten. Führt so die Eutelie den Querschnitt

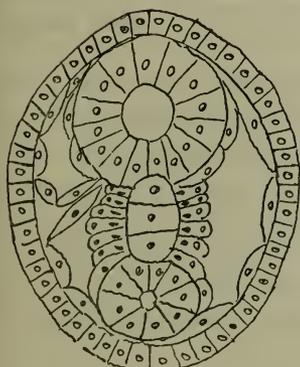


Fig. 5.

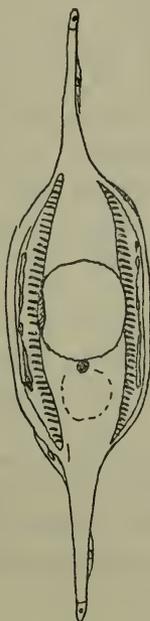


Fig. 6.

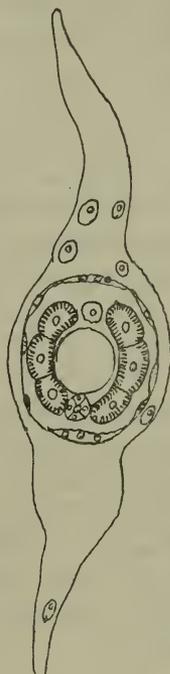


Fig. 7.

Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch einen *Amphioxusembryo* (in Anlehnung an HATSCHEK).

Fig. 6. Schematischer Querschnitt eines *Fritillariaschwanzes*.

Fig. 7. Schematischer Querschnitt des Schwanzes einer *Ascidienlarve* (in Anlehnung an SEELIGER).

der *Amphioxus*-Larve leicht in den der Appendicularie über, so ergeben sich auch die übrigen Verhältnisse letzterer insofern sehr leicht, als auch bei *Amphioxus* usw. die einzelne Muskelfaser das ganze Myotom durchzieht, ja die Fibrillen wohl von einem in das andre übertreten. Kommen also mit dem eutelischen Schwund des Mesenchyms die Myokommata in Wegfall, so ergibt sich eine Muskulatur, die aus hintereinander folgenden Muskelfasern mit durchlaufenden

Fibrillen besteht. Diese Fasern stellen sich bei Vertebraten zunächst als einkernige Zellen dar, werden aber später mehrkernig. Ersterer Zustand findet sich bei den Fritillarien¹ dauernd, kommt aber auch den Oikopleuren in der Jugend zu (GOLDSCHMIDT).

Die Muskelfasern der Oikopleuren werden aber dann, wie wir aus SEELIGERS Beobachtungen schließen müssen, noch größtenteils, genau wie die der Vertebraten, mehrkernig. Daß diese mehreren Kerne nachher im netzförmigen Stadium vermutlich wieder verschmelzen, dürfte genau wie letzteres selbst eine eigenartige Erwerbung der Appendicularien sein. Übrigens bleiben auch bei den Oikopleuren die beiden letzten Fasern deutlich einkernig, so die Einzelligkeit dieser Abschnitte klar illustrierend.

Natürlich entspricht die Nervenverteilung auch bei dieser Auffassung genau dem, was wir erwarten müssen. Hat jedes Segment nur eine Muskelfaser, so kommt auf jedes auch nur eine motorische Nervenendigung, und zwar hat auch hier wie bei den Vertebraten jede quergestreifte Faser ihren Endapparat, wie wir im Gegensatz zu DAMAS behaupten müssen. Die sensiblen Fasern sind unregelmäßiger verteilt.

Es ergibt sich mithin, daß wir die Verhältnisse des Appendicularien Schwanzes genau so finden, wie sie sich nach Einwirkung hochgradiger Eutelie auf einen nach Vertebratenart segmentierten Organismus gestalten müssen und wir sie also erwarten durften. Es stehen demnach die Appendicularien der Annahme einer ursprünglichen Metamerie der Chordaten nicht im Wege. Dagegen haben wir außer für die Ascidienlarven keinen sicheren Beweis für Metamerie. Umgekehrt scheint die Muskelanordnung direkt gegen eine solche zu sprechen.

Nach dem, was wir bisher über die Ascidienlarven wissen, ließen sich die Verhältnisse der Appendicularien, wenn auch nicht auf jene selbst, so doch auf ähnliche Verhältnisse zurückführen.

Diesen Weg geht SEELIGER, indem er dann folgerichtig die Vertebraten von copelaten-ähnlichen Vorfahren ableitet. Letzteres scheint uns bei dem ganzen histologischen Charakter dieser Gruppe nicht wahrscheinlich, doch mag es ja auch einiges für sich haben.

¹ Von den beiden Gruppen der Copelaten, den Fritillarinae und Oikopleurinae halte ich erstere im ganzen für höher entwickelt, doch können wir sie wohl nicht von den letzteren ableiten, vielmehr dürften sie als Geschwistergruppen zu denken sein, von denen die Oikopleurinae in den meisten Beziehungen der hypothetischen Elterngruppe ähnlicher blieben, während die Fritillarinae es weiter gebracht haben (abgesehen von der Gehäusebildung) auf dem von der ganzen Klasse eingeschlagenen phylogenetischen Wege.

Was wir zeigen wollten war, daß die Copelaten keine neotenischen Ascidienlarven sind, und daß sich in ihrer Organisation kein Hindernis gegen ihre Ableitung von segmentierten Tieren ergibt, diese vielmehr sehr leicht ist. Was die Entscheidung hier bringen muß, sind die uns noch fehlenden Kenntnisse über die Anatomie der Ascidienlarven.

Diskussion.

Herr BÜTSCHLI (Heidelberg) bemerkt, daß auch ihm scheine, daß die verschiedengradige Rückbildung bei der Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen zahlreicher Tiergruppen seither nicht genügend gewürdigt worden sei und daß dieser Erscheinung vielfach eine größere Bedeutung zukommen dürfte, als seither angenommen wurde. Andererseits sei jedoch auch große Vorsicht bei der Annahme solcher Vorgänge geboten, die im allgemeinen doch nur dann sicher erweisbar seien, wenn in der Ontogenie tatsächliche Anzeichen der Rückbildung vorlägen. Zwar könne man auch annehmen, daß, bei Mangel solcher Tatsachen, die Rückbildung schon bis zu den Anfängen der ontogenetischen Entwicklung fortgeschritten sei; man dürfe dann aber nicht vergessen, daß es sich in diesem Falle nur um eine hypothetische Möglichkeit handle. So geneigt er sei zuzugeben, daß die jetzigen Rotatorien und Appendicularien in gewissem Grade Rückbildungen erfahren hätten, so wenig sei er dagegen geneigt, sie für geschlechtsreif gewordene Larvenformen zu erachten, wie dies von mancher Seite geschehe. Vielmehr könne er in ihnen nur auf einer primitiven Stufe stehengebliebene und von dieser aus teilweise vereinfachte Formen erblicken, da irgendwelche sichere ontogenetische Tatsachen für ihre Ableitung von Larvenformen nicht vorzuliegen scheinen.

Herr WOLTERECK (Leipzig).

Herr MARTINI.

Herr BÜTSCHLI.

Herr HOFFMANN (Göttingen).

Herr MARTINI.

Herr W. HARMS (Bonn):

Über den Einfluß des Hungers auf die Wirbelsäule der Tritonen.

Der Hunger ist ein wichtiger und meist gefahrvoller Faktor im Leben der gesamten Tier- und Pflanzenwelt. Es ist daher natürlich, daß im Organismus der Lebewesen Einrichtungen getroffen worden sind, die es ihnen ermöglichen, selbst einen absoluten Nahrungsmangel für eine gewisse Zeit zu überdauern. Diese Aufrechter-

haltung des Lebens bei Ausschluß von neuer Stoffzufuhr von außen kann zunächst durch Aufzehrung von den im Körper abgelagerten Reservestoffen bewirkt werden. Sind letztere aber verbraucht, so vermag das Individuum trotzdem noch einige Zeit den Hunger zu überleben, indem die für seine Erhaltung wichtigsten Organe auf Kosten anderer weniger nötigen ernährt werden; doch ist die Reduktion der Organe wohl nie eine vollständige. Man darf nach früheren Beobachtungen annehmen, daß ein Keimlager in den reduzierten Organen übrig bleibt, aus denen sie sich unter günstigen Verhältnissen wieder regenerieren; zweifelsohne trifft das z. B. für die Geschlechtsorgane zu.

Zu den Organen, die auf Kosten anderer ernährt werden können, ohne selbst in irgend einer Weise zu degenerieren, gehören einmal diejenigen, die zur unmittelbaren Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen nötig sind, also Gehirn, Herz und Lunge, dann aber auch Organe, die das Tier gegebenen Falls wieder in Stand setzen können, sich neue Nahrung zu verschaffen. Als solche kommen die Sinnesorgane, deren Fähigkeiten gewöhnlich sogar durch Hungereinfluß verschärft werden, und die Lokomotions-, Fang- oder Angriffsorgane in Betracht.

Bisher nahm man an, daß auch das Knochensystem, namentlich die Wirbelsäule mit dem Rückenmark, durch Hunger keine wesentliche Beeinflussung erfahre. Gelegentlich anderer Versuche an Tritonen machte M. NUSSBAUM die Beobachtung, daß Tiere — es handelte sich um *Triton cristatus*, — unter Einfluß von Hunger in garnicht allzu großen Zeiträumen kürzer wurden. Aufmerksam gemacht auf diese Beobachtung, führte ich Versuche aus, die ganz besonders diese Verhältnisse berücksichtigten.

Zu den Versuchen wurde hauptsächlich *Triton cristatus*, aber auch *taeniatus* und *alpestris* benutzt. Die Verkürzung der Tiere ist schon sehr bald wahrzunehmen. Es seien als Belege einige Daten aus meinen Protokollen hier beigefügt. Ein *Triton taeniatus* in gutem Ernährungszustand verkürzte sich während der Hungerperiode vom 4. Mai bis 7. Juli vorigen Jahres von 88 auf 74 mm also um 14 mm. — Ein *Triton cristatus* ♀, das schon den ersten Teil des Winters in der Gefangenschaft ohne Futter zugebracht hatte, wurde am 15. I. 09 isoliert und gemessen; am 6. IV. 09 war das Tier in Folge des Hungers dem Ende nahe, es hatte sich von 124 mm auf 116 mm verkürzt. Eine Reihe von Tritonen verschiedener Arten wurden am 18. IV. 09 frisch gefangen, sie hungern bis heute und haben sich, bis auf ein Weibchen, welches noch keine Eier abgelegt hatte, um je 5—10 mm verkürzt, was schon z. B. bei einem

Triton taeniatus von nur etwa 75—80 mm Länge einen großen Ausschlag darstellt. Das Merkwürdige bei den Tieren ist nun, daß der Schwanz sich fast garnicht verkürzt, wenn man die Strecke vom hinteren Rande der Kloake bis zur Spitze des Schwanzes in Betracht zieht. Der Schwanz verändert sich äußerlich nur in der Weise, daß er den dorso-ventralen Durchmesser auf mehr als die Hälfte verkleinert, was namentlich bei Tieren in der Brutzeit sehr auffällig zu erkennen ist. Schnittserien durch die verschiedenen Regionen der Tiere bestätigten, daß die Schwanzwirbel weniger degeneriert waren, als diejenigen, die etwa von dem hinteren Rande der Kloake bis zum vorderen Teil des Beckens gelegen sind. Bestätigt wurde dieser Befund außerdem noch dadurch, daß ich Tieren den Schwanz kurz hinter der Kloake amputierte und sie dann hungern ließ. Auch hier stellten sich nahezu dieselben Verkürzungen ein, wie bei den unverletzten Tieren, während das Regenerat sich von der Wundfläche in bekannter Weise entwickelte. Der Einfluß des Hungers läßt sich durch diese Versuchsanordnung noch intensiver gestalten, da durch Erzeugung des Regenerates dem Körper auch noch Stoffe entzogen werden. Als Beispiel sei ein *Triton cristatus* angeführt, der nicht in sehr gutem Ernährungszustande, also schon etwas in der Länge reduziert war; er verkürzte sich in der Zeit vom 30. I. 09, wo ihm der Schwanz abgeschnitten wurde, bis zum 11. V. 09 um etwa 6 mm.

Zu den angegebenen Maßen möchte ich noch bemerken, daß sie nur Durchschnittsmaße sein können, da ein lebendes Tier nie ganz ruhig bleibt, wenn man es messen will. Die Maße sind jedoch in großer Anzahl gemacht worden und eine ungefähre Richtigkeit daher gewährleistet. — Bemerkt wurde schon, daß von den Tritonen, die am 18. IV. 09 frisch gefangen dem Hunger ausgesetzt wurden, ein *Triton alpestris* ♀ mit noch nicht abgelegten Eiern sich bis jetzt noch nicht verkürzt hat. Offenbar hat das Tier in den der Resorption anheimfallenden Ovarien mit den reifen Eiern noch Nahrung genug, um seine übrigen Organe noch einstweilen schonen zu können. Schließlich muß ja auch hier ein Stadium eintreten, wo das Tier sich genötigt sehen wird, auch die übrigen Organe aufzuzehren.

Die Verkürzung der Tiere läßt sich nun auch trotz des Hungers eine Zeitlang verhindern, ja unter Umständen auf ein Minimum beschränken, bis das Tier an Erschöpfung zugrunde geht. Es läßt sich dies dadurch erreichen, daß man die hungernden Tiere durch geeignete Vorrichtungen zu andauerndem Schwimmen nötigt. Trotzdem nun die Tiere durch den Kräfteverbrauch noch mehr geschwächt

werden, tritt zuerst keine wesentliche Verkürzung ein, ja die Tiere können sich sogar wieder etwas strecken. Als Beispiel möge ein Versuchstier dienen, welches am 15. I. 09 dem Hunger ausgesetzt wurde. Es hatte zu dieser Zeit eine Länge von 124 mm. Schon nach etwa einem Monat, am 16. II. 09, hatte sich das Tier um 4 mm verkürzt; die Verkürzung betraf nur den Rumpf, nicht aber den Schwanz (von der Kloake bis zur Spitze gerechnet). Das Tier mußte nun vom 16. II. 09 an regelmäßig intensiv schwimmen. Schon bald zeigte sich dann, daß die vorher beobachtete Verkürzung nicht nur aufhörte, sondern daß das Versuchstier sogar wieder an Länge zunahm. Am 18. III., also nach einmonatlichem Schwimmen, war es um 2 mm länger geworden, dann aber hatte das Tier seinen Kräfteverbrauch soweit getrieben, daß es diesen progressiven Prozeß wieder aufgeben mußte. Es trat wieder allmähliche Verkürzung ein, die beim Konservieren des Tieres am 6. IV. 09, wo es am Ende seiner Leistungsfähigkeit angelangt war, etwa 8 mm betrug. Der Schwanz hatte auch jetzt keine Verkürzung erfahren, im Gegensatze zu unbeweglich sitzenden Tieren, wo auch auf den Schwanz eine, wenn auch nur geringe Verkürzung kommt. Der Schwanz hatte sich bei diesem Schwimmtiere nur in der Weise verändert, daß er auffällig pfriemenförmig geworden war und etwa nur ein Drittel so breit war wie bei normalen Tieren. Es liegt nun die Frage nahe, welche Teile der einzelnen Wirbel führen zu der Verkürzung des Tieres? Wenn ein Tier sich durch Schwimmbewegung wieder etwas verlängern kann, so konnte man schon vermuten, daß die Knochenteile der Wirbel wenigstens in ihrer Längenausdehnung nicht mit betroffen waren. In der Tat zeigte sich auch an Schnittserien, daß in erster Linie das Knochenmark in weitgehendem Maße, dann aber auch die hyalin-knorpeligen Teile und die Zwischenwirbelscheiben degeneriert waren, sodaß sich namentlich durch die Degeneration der letzteren eine Verkürzung der Wirbelsäule ganz gut erklären läßt. Die Degeneration erfolgt in der Reihenfolge, daß zuerst das Mark, dann die Zwischenwirbelscheiben und die knorpeligen Teile, zuletzt erst der Chordarest Veränderungen erleiden.

Das normale Mark zeigt als ein Fettgewebe an den in Sublimat fixierten und für Paraffin-Schnittserien vorbereiteten Präparaten eine weitmaschige Struktur mit ganz kleinen länglich-ovalen Kernen. Durchzogen wird das Mark von zahlreichen Blutgefäßen. Der erste Einfluß des Hungers besteht nun darin, daß letztere aus Mangel an Blutzufuhr, — die Menge der Blutkörperchen wird zweifelsohne durch den Hunger auf das notwendigste beschränkt, — im Wirbelmarke allmählich veröden. Durch den eintretenden Mangel an Blnt-

zufuhr werden nun die Markzellen zur Ernährung anderer Körperteile verwandt, indem zuerst das Fett der Markzellen schwindet; man ersieht das daraus, daß das Protoplasma der Markzellen, welches das Fett in dünner Lage anfangs umhüllt, sich mehr und mehr ausdehnt, um schließlich ganz die maschige Struktur des Markgewebes zum Schwinden zu bringen. Bei weitgehendem Hungereinfluß füllt das degenerierte Mark die Knochenhöhle garnicht mehr aus, es liegt als eine fast homogene Masse, in der sich nur ab und zu kleine runde, stärker färbare Protoplastmakügelchen zeigen, in den Wirbeln. Die Kerne sind viel größer geworden und zeigen eine durchweg ganz unregelmäßige Gestalt. Häufig findet man auch Zerfallstadien der Kerne. Da bei einem so weit degenerierten Marke die Blutzufuhr fast ganz aufgehört hat, so bemerkt man fast nie Phagocyten in dem Gewebe. Die Degeneration des Markes tritt sowohl in den Wirbelkörpern, als auch in den Wirbelfortsätzen fast gleichzeitig auf.

Die Degeneration des Knorpels und der Zwischenwirbelscheiben tritt erst ein, wenn das Mark sich schon bis zur Strukturlosigkeit verändert hat. Zuerst verschwindet die knorpelige Struktur der Zwischenwirbelscheiben fast gänzlich, wodurch die Scheibe eine bedeutende Reduktion in ihrem Längendurchmesser erleidet. Die Degeneration erfolgt in der Weise, daß die Knorpelhöhlen fast gänzlich schwinden, die Kerne der Knorpelzellen sich vergrößern und näher aneinander rücken; eine ganze Reihe von Kernen geht zugrunde. Dieser Vorgang erfolgt in der Weise, daß sich in den stark aufgetriebenen Kernen das Chromatin mehr und mehr der Peripherie der Kernhülle nähert und sich hier anlagert, sodaß der Kern in der Mitte ganz hell erscheint. Schließlich platzt die Kernhülle an einer Stelle und die Chromatinbrocken fallen heraus. Man kann auf Schnittpräparaten alle Stadien des Zerfalls leicht auffinden. Bei extrem lange hungernden Tieren nimmt die Zwischenwirbelscheibe eine durchaus faserige Struktur an. Die Fasern sind dicht mit Kernen durchsetzt und verlaufen in der Querrichtung zum Wirbelkörper. Die intervertebralen Knorpelzellen erleiden ebenfalls eine Rückbildung, die sich zuerst an den Stellen zeigt, wo sie den Zwischenwirbelscheiben anliegen. In den Knorpelhöhlen zerfällt zuerst das Protoplasma. Zunächst nimmt es eine ganz regellose Gestalt an, in der sich nach und nach kleine Vakuolen bilden. Die Struktur wird körnig, sodaß eine solche Zelle schließlich aus lauter kleinen Körnchen besteht, die in ihrer Mitte, oft auch am Rande den noch unverletzten, aber schon etwas aufgetriebenen Kern bergen. Diese kleinen Protoplastmakügelchen ballen sich schließlich auch zu großen Kugeln zusammen und fallen der Resorption anheim. Man

kann sie leicht an ihrer starken Färbbarkeit in Eosin erkennen. Der Kern bleibt gewöhnlich bis zuletzt in den Knorpelhöhlen liegen. Letztere verkleinern sich allmählich in dem Grade, wie das Protoplasma abnimmt. Der Kern zerfällt, genau wie in der Zwischenwirbelscheibe durch Platzen der Kernhülle. Grössere und kleinere Kernbrocken liegen häufig in der sonst leeren, aber verkleinerten Knorpelhöhle verstreut.

Die Chordareste werden durch die Reduktion der vorher besprochenen Gewebe stark komprimiert, sodaß die maschige Struktur der normalen Tiere in eine faserige umgewandelt wird. Die Ligamenta intervertebralia erleiden ebenfalls Veränderungen, namentlich Verkürzungen; doch kann ich darüber wie auch über das Rückenmark noch nichts Genaueres angeben.

Die auffallende Verkürzung nun, die der Hunger bei den Tieren hervorruft, läßt sich zwanglos durch die Degeneration des Gelenkknorpels, der Zwischenwirbelscheibe und durch die Verkürzung der Ligamenta intervertebralia erklären. Durch diese eintretende Reduktion müssen die Wirbelkörper näher aneinanderrücken und so eine Verkürzung des ganzen Tieres bedingen. Merkwürdig ist, daß die maximale Verkürzung nicht im Schwanze, sondern in der Beckengegend erfolgt; offenbar soll hierdurch eine Beeinträchtigung des Schwanzes als Lokomotionsorgan verhindert werden.

Vortrag des Herrn P. STEINMANN (Basel):

Doppelbildungen bei Planarien.

Die durch Einschnitte in den Planarienkörper erzeugten Doppelbildungen sind anatomisch dadurch merkwürdig, daß sie in bestimmter Weise Beziehungen zur Achse des gemeinsamen Stückes zeigen und daher für sich betrachtet asymmetrisch sind. Schneidet man das Vorderende einer Triclade durch einen Längsschnitt in zwei Hälften, so vervollständigt sich jede derselben zu einem selbständigen Kopf. Die Breite dieser Köpfe entspricht jedoch nicht dem Abstand von der Kopfspitze bis zum Körperende, sondern ist verhältnismäßig zu klein, und zwar um so kleiner, je weniger tief der spaltende Einschnitt reichte. Auch der Rüssel, der in den verdoppelten Vorderenden entsteht, erhält nicht die entsprechende Größe. Außerdem entwickelt er sich nicht median, d. h. auf der Achse des Vorderendes, sondern nach innen zu, d. h. gegen die Achse des Hinterendes verschoben. Die beiden Augen sind nicht gleichgroß, sondern das innere, neugebildete bleibt hinter dem andern zurück. Schneidet

man den Doppelkopf hinter den Augen ab, so stellen sich bei der Regeneration diese Größenverhältnisse wieder her.

Alle diese Asymmetrien nehmen ab, je tiefer der trennende Einschnitt gegen das Hinterende hin vordringt; sie prägen sich am stärksten aus, wenn der Schnitt nur grade das Vorderende spaltet.

Das unpaare Hinterende hat offenbar das Bestreben, nur einen Einzelkopf von normaler Größe mit median gelegenen Rüssel und nur zwei Augen zu bilden. Es kann diesen seinen Einfluß, der die Größe und Lage der Organe im Doppelkopf betrifft, um so nachdrücklicher zur Geltung bringen, je größer es im Verhältnis zu den Vorderenden ist.

Schneidet man einer Doppelkopfplanarie gleichzeitig beide Köpfe an der Wurzel ab, so wird nur ein einzelner Kopf von normalen Dimensionen gebildet. Schneidet man nur den einen weg, so wird er je nach der Körperregion, die durch den Schnitt getroffen ist, durch einen neuen Kopf oder durch einen Schwanz ersetzt.

Auch hier spricht sich deutlich die Beeinflussung des Teiles durch die Gesamtmasse des Körpers aus.

Ähnliches läßt sich auch an Doppelbildungen zeigen, die durch horizontale Einschnitte hervorgerufen werden. Je nach der Körperregion entsteht in solchen Fällen ein Kopf, ein Schwanz oder beides gleichzeitig.

An dieser Stelle mag eine Angabe FLEXNERS (the Regeneration of the nervous system of the *Planaria torva* (*maculata*) and the anatomy of the nervous system of the double headed forms. Journ. of Morph. XIV. 1898, p. 337—346) richtig gestellt werden. Die Doppelköpfe von *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* enthalten deutlich zwei ventrale Längsnervenstämme und nicht, wie FLEXNER angibt, einen einzigen. Da die betreffende Bemerkung bereits in Lehrbüchern über Regeneration Aufnahme gefunden hat, möchte ich darauf hinweisen, daß jedenfalls nicht alle Planarien sich wie *Pl. maculata* verhalten und daß eine Verallgemeinerung solcher Befunde nicht ohne weiteres zulässig ist.

Diskussion.

Herr KORSCHOLT (Marburg).

Herr STEINMANN.

Herr KLINCKHARDT (Leipzig) erläutert neue Wandtafeln über die parasitischen Protozoen und ihre Zwischenwirte (herausgegeben von DÖNITZ und HARTMANN).

Vortrag des Herrn E. BRESSLAU (Straßburg, Els.):

Die Entwicklung der Acoelen.

(Mit Tafel V.)

Drei Arbeiten ausländischer Forscher¹ haben sich bis jetzt mit der Embryologie der Acoelen befaßt, ihre Befunde erlaubten es jedoch nicht, daraus Beziehungen zu andern Gruppen der Turbellarien abzuleiten. Die Neuuntersuchung der Entwicklungsgeschichte der darmlosen Strudelwürmer darf daher gewiß als ein Desideratum bezeichnet werden. Es zeigte sich dabei, daß die ontogenetischen Vorgänge bei den Acoelen keineswegs zu entwicklungsgeschichtlicher Vergleichung ungeeignet sind, sondern daß lediglich Beobachtungsfehler alle drei Autoren um dieses Ergebnis gebracht haben. Mit Sicherheit ließ sich dies für die Arbeiten von PEREYASLAWZEWA und GEORGÉVITCH feststellen, da ihre Untersuchungen sich zum Teil auf die gleichen, der Gattung *Convoluta* angehörigen Acoelenarten erstrecken wie die meinigen. Mit großer Wahrscheinlichkeit gilt dies aber auch bezüglich der Angaben GARDINERS; denn nach seinen Figuren zu urteilen, verhält sich die von ihm untersuchte, mir nicht aus eigener Anschauung bekannte Spezies *Polychoerus caudatus* Mark in ihrer Entwicklung durchaus wie die Convolutiden.

Meine Untersuchungen wurden an *Convoluta convoluta* (Abbildg.) (= *C. paradoxa* Oerst.) in Helgoland und an *C. roscoffensis* v. Graff in Roscoff (Bretagne) angestellt². Was ich im folgenden in Kürze mitteilen möchte, bezieht sich jedoch ausschließlich auf die letztere Form.

Die Eier von *C. roscoffensis* werden zu 2—12 in kugligen Kokons abgelegt, deren Hülle das Muttertier unter Zusammenkrümmen des Körpers über die Bauchseite bis zu fast vollständiger Berührung von Vorder- und Hinterende und unter beständigem Rotieren aus dem Sekret seiner Hautdrüsen herstellt. Die Kokonhülle ebenso wie die sofort nach dem Austritt der Eier sich abhebende, zarte Eihaut ist vollkommen durchsichtig; da auch die Eier so gut wie pigmentlos sind, ist es möglich, die Teilungsvorgänge bis zum 32-Zellenstadium am lebenden Objekt zu verfolgen. Für die späteren Stadien macht

¹ SOPHIE PEREYASLAWZEWA, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892.

EDWARD G. GARDINER, Early development of *Polychoerus caudatus* Mark. In Journ. Morphology. vol. XI. 1895.

JIVOIN GEORGÉVITCH, Etude sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff. In: Arch. Zool. expériment. III. Sér. t. VII. 1899.

² Ich beehre mich, an dieser Stelle den Direktionen der biologischen Anstalten Helgoland und Roscoff den verbindlichsten Dank für die freundliche Förderung meiner Arbeiten auszusprechen.

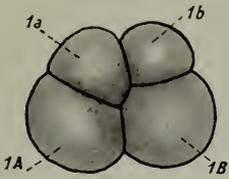


Fig. 1.

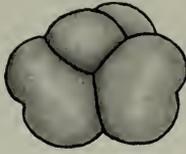


Fig. 2.

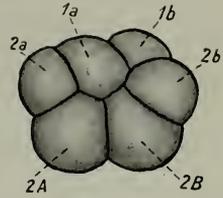


Fig. 3.

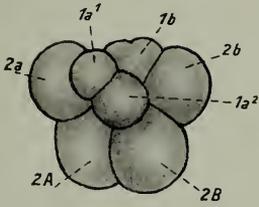


Fig. 4.

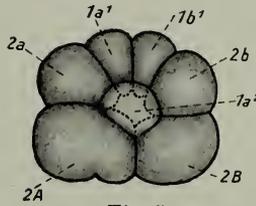


Fig. 5.

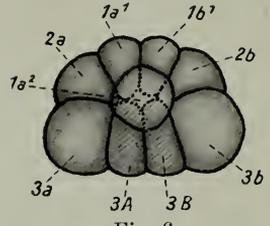


Fig. 6.

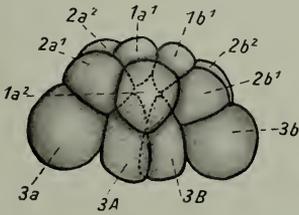


Fig. 7.

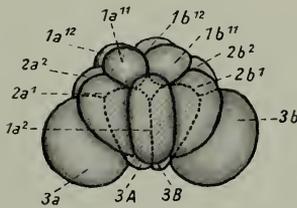


Fig. 8.

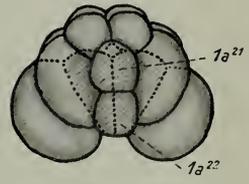


Fig. 9.

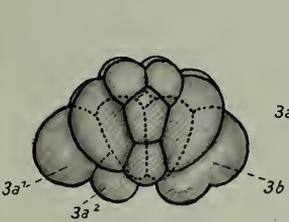


Fig. 10.

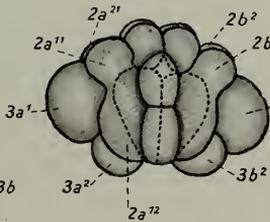


Fig. 11.

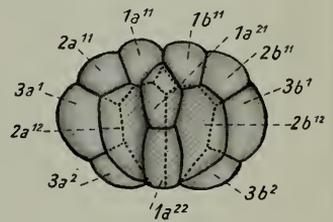


Fig. 12.

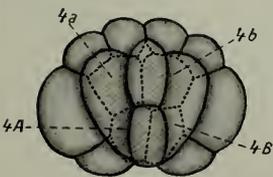


Fig. 13.

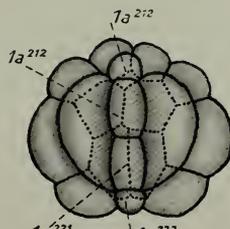


Fig. 14.

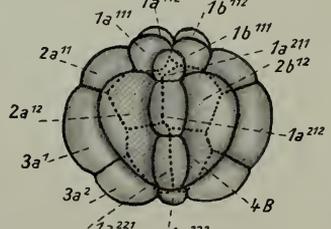


Fig. 15.

Furchung der Eier von *Convoluta Roscoffensis* (Stadium 4—32).
Alle Stadien in seitlicher Ansicht nach dem Leben gezeichnet.

die Kleinheit der Zellen und die rasche Aufeinanderfolge ihrer Teilungen — die gesamte Entwicklung vollzieht sich binnen 24 Stunden — Schnittuntersuchung erforderlich.

Eireife und Befruchtung vollziehen sich im Innern des Mutterkörpers. Die nach der Ablage kuglige bis ovale Eizelle teilt sich zunächst in zwei an Größe etwas verschiedene Blastomeren, deren größeres A , das kleinere B genannt sein möge. Beide schnüren bald danach in läotroper Teilung zwei Mikromeren $1a$ und $1b$ ab, von denen $1a$ etwas größer ist als $1b$. Die Teilung von A in $1A + 1a$ erfolgt dabei etwas eher als die von B in $1B + 1b$, wie denn auch bei allen folgenden Teilungen die Furchung der größeren A - bzw. a -Blastomeren stets um ein wenig eher beginnt als die der kleineren Zellen B bzw. b . Das Stadium 4 zeigt Fig. 1 der Tafel V, den Übergang von 4- zum 8-Zellenstadium Fig. 2—5; zunächst zerfallen $1A$ und $1B$ in $2A + 2a$, sowie $2B + 2b$, sodann $1a$ und $1b$ in $1a^1 + 1a^2$, sowie $1b^1 + 1b^2$. Alle vier Teilungen erfolgen, wie die Figuren lehren, in dextrotropem Sinne. Das Stadium 8 stellt nach definitiver Arrangierung der Zellen (Fig. 5) eine Blastula dar, deren bereits vom Stadium 4 an zeitweilig sichtbar gewordenes Blastocoel nunmehr von 6 in einer der späteren Mediane entsprechenden Ebene angeordneten Blastomeren ($2A$, $2a$, $1a^1$, $1b^1$, $2b$, $2B$) umgeben und jederseits durch die in einer senkrechten Ebene dazu gelegenen Zellen $1a^2$ und $1b^2$ abgeschlossen wird¹.

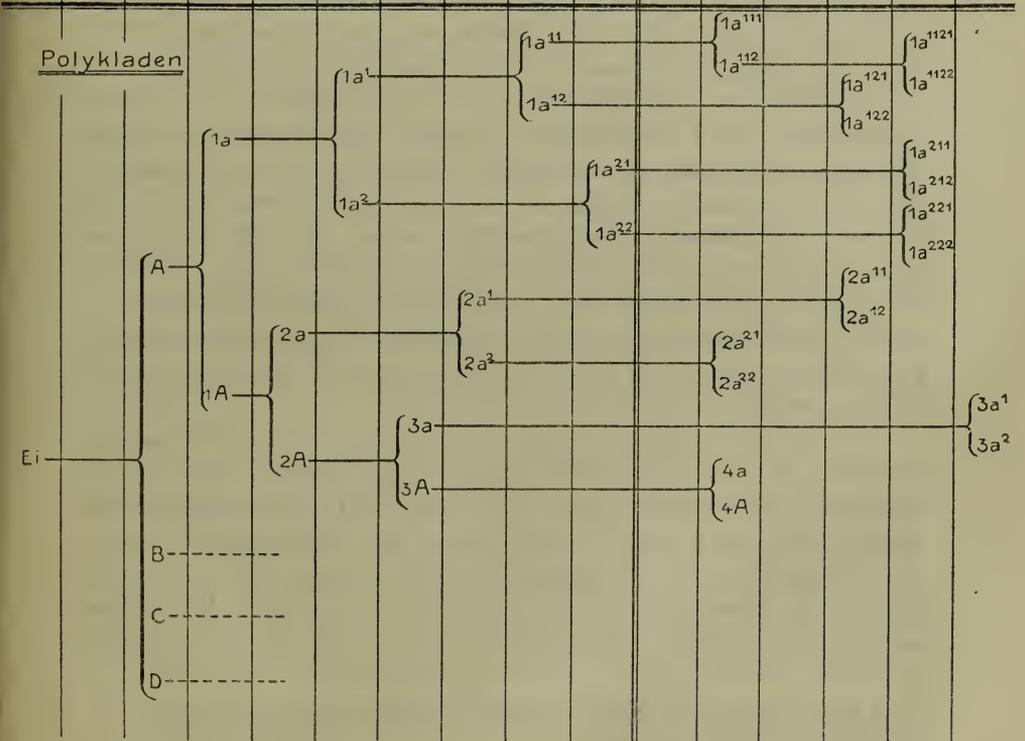
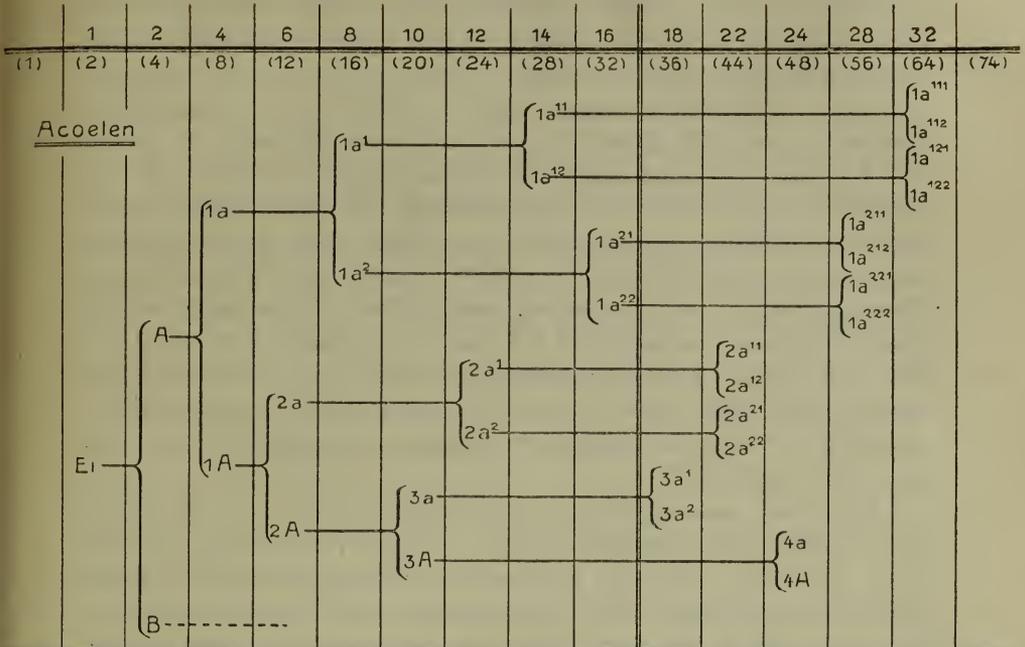
Zeigten die Furchungen bisher in ausgesprochener Weise Spiralcharakter, so nähern sich die nächsten Teilungen, die das 16-Zellenstadium herbeiführen (Fig. 6—9), mehr dem bilateralen Typus; indessen deuten auch hier eine gewisse Schrägstellung der Spindeln und geringfügige Verschiebungen der Blastomeren auf spiralen Verlauf der Teilungen hin. Den Beginn machen die Makromeren $2A$ und $2B$, was sich darin ankündigt (Fig. 5), daß sich Spuren gelblichen Pigments, die vorher kaum sichtbar im Plasma zerstreut waren, an der Berührungsfläche der beiden Zellen ansammeln. Nach dieser Vorbereitung bildet sich an jeder der beiden Zellen eine Furche aus, die fast parallel zu ihrer Berührungsfläche, nur wenig dazu geneigt, einschneidend zuerst $2A$, dann $2B$ in transversaler Richtung inäqual zerlegt, und zwar derart, daß die beiden die Pigmentansammlung enthaltenden, einander berührenden Teilhälften $3A$ und $3B$ etwas kleiner sind als die zugehörigen, trotzdem als Mikromeren zu bezeichnenden Zellen $3a$ und $3b$. Ist auf diese Weise

¹ Da die Figuren Seitenansichten darstellen, sind die auf der dem Beschauer abgekehrten Seite symmetrisch zu $1a^2$ gelegenen Zellen $1b^2$, sowie deren spätere Derivate aus den Abbildungen nicht ersichtlich.

das Stadium 10 erreicht (Fig. 6), oftmals aber auch schon etwas früher, so beginnen in den Zellen $2a$ bzw. $2b$ und kurz danach in den Zellen $1a^1$ und $1b^1$ Furchungsspindeln aufzutreten und ihre nahezu äqual und meridional verlaufende Zerlegung in die Mikromeren $2a^1$, $2a^2$, $2b^1$, $2b^2$ (Fig. 7) und $1a^{11}$, $1a^{12}$, $1b^{11}$, $1b^{12}$ (Fig. 8) herbeizuführen. In der Regel etwas später, in seltenen Fällen aber auch fast gleichzeitig mit den eben besprochenen Teilungen erfolgt sodann die Furchung der seitlich gelegenen Mikromeren $1a^2$ und $1b^2$ und ihr Zerfall in die Zellen $1a^{21}$ und $1a^{22}$ (Fig. 9) und $1b^{21}$ und $1b^{22}$.

Während dieser Teilungsakte, die vom Stadium 8 zum Stadium 16 hinüberleiten, vollzieht sich eine Reihe überaus charakteristischer Veränderungen in der Konfiguration der Blastomeren, die in ihrer Gesamtheit den Gastrulationsvorgang darstellen. Nach der Bildung der durch ihre Pigmentierung gekennzeichneten Makromeren $3A$ und $3B$ (Fig. 6) sieht man ihre Schwesterzellen $3a$ und $3b$ von ihnen abrücken und gewissermaßen ausholen (Fig. 7), um dann die Makromeren ins Innere der Blastula nach der Lichtung der Furchungshöhle hin zu pressen (Fig. 8). Dabei verändert sich die Gestalt der Makromeren, wie sowohl optische wie Mikrotomschnitte lehren, derart, daß sie — die zuvor Kegelstümpfe mit blastocoelwärts gerichteter Spitze (Fig. 7) darstellten — nunmehr nach vollzogener Invagination umgekehrt die Basis des Kegelstumpfes dem Blastocoel zu, seine Spitze aber nach außen kehren (Fig. 8 und 9). Das Blastocoel, das unmittelbar vor dem Beginn der Gastrulation seine größte Ausdehnung erreicht hat, wird durch die Invagination beträchtlich verkleinert, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Dafür zeigt sich jetzt außen an der Invaginationstelle eine von den Zellen $3a$, $3b$, $1a^{2(2)}$ und $1b^{2(2)}$ umgebene grubenförmige Einsenkung (Fig. 8 und 9), die als Blastoporus aufzufassen ist, jedoch nicht in einen Urdarm führt. Ein solcher kommt vielmehr nie zur Ausbildung. Die Makromeren $3A$ und $3B$ und ebenso alle ihre späteren Derivate berühren sich ständig vollkommen flächenhaft, ohne jemals die geringste Spaltbildung zwischen sich einzuschließen. Im übrigen ist auch der Blastoporus nur eine Bildung von kurzer Dauer.

Die nächstfolgenden Teilungsakte bis zum Stadium 22 sind dadurch ausgezeichnet, daß sie schräg und ausgesprochen inäqual verlaufen. Zunächst vollzieht sich in dieser Weise die Teilung von $3a$ und $3b$ (Fig. 10 und 11), wobei die im Vergleich zu ihren Schwesterzellen $3a^1$ und $3b^1$ wesentlich kleineren Blastomeren $3a^2$ und $3b^2$ nach der durch den Blastoporus gekennzeichneten Oralseite des Embryos hin abgeschnürt werden. Umgekehrt verläuft dagegen die Teilung der beiden Zellenpaare $2a^1$, $2a^2$ und $2b^1$, $2b^2$ (Fig. 11



und 12). Hier sind die dem Blastoporus zugekehrten Teilzellen $2a^{12}$, $2a^{22}$, $2b^{12}$, $2b^{22}$ sehr viel größer als ihre apikalen Schwesterblastomeren $2a^{11}$, $2a^{21}$, $2b^{11}$ und $2b^{21}$.

Nummehr erfolgt annähernd äqual die Teilung der beiden Makromeren $3A$ und $3B$ in zwei obere als $4a$ und $4b$ und zwei untere als $4A$ und $4B$ zu bezeichnende Zellen (Fig. 13). Damit ist das 24-Zellenstadium erreicht. Zum Stadium 28 führt sodann die in ähnlicher Richtung, aber inäqual verlaufende Teilung der seitlichen Blastomeren $1a^{21}$, $1a^{22}$, $1b^{21}$ und $1b^{22}$. Dabei werden die kleineren Teilungsprodukte nach entgegengesetzten Seiten abgeschnürt, so daß den Mikromeren am apikalen Pol die kleinen Zellen $1a^{211}$ und $1b^{221}$, denen am oralen Pol die kleinen Zellen $1a^{222}$ und $1b^{222}$ hinzugefügt werden (Fig. 14). Durch äquale Teilung der vier apikalen Mikromeren $1a^{11}$, $1a^{12}$, $1b^{11}$ und $1b^{12}$ gelangen wir schließlich zum Stadium 32 (Fig. 15).

Über den weiteren Entwicklungsverlauf, der nur an der Hand einer großen Zahl von Abbildungen geschildert werden kann, und über viele bei den bisher besprochenen Teilungsschritten zu beobachtende Einzelheiten wird eine an anderer Stelle erscheinende, ausführliche Arbeit berichten. Hier sei nur soviel bemerkt, daß zu keiner Zeit im Innern des Embryos irgendwelche Darm- oder Schizocoelbildungen auftreten. Die Derivate der beiden Makromeren $3A$ und $3B$, die im Stadium 24 sich in die Zellen $4a$, $4A$, $4b$, $4B$ geteilt hatten, und die sich weiterhin sehr viel langsamer teilen als die übrigen Blastomeren, liefern das zentrale verdauende Parenchym des acoelen Wurms; einzelne Abkömmlinge der Mikromeren $2a$ und $2b$, und möglicherweise auch der Mikromeren $3a$ und $3b$ das zentrale Syncytium umgebende peripherische Parenchym. Daneben aber liefern diese Blastomeren gemeinsam mit den Mikromeren $1a$ und $1b$ die Hautbedeckung des künftigen Tieres. Abkömmlinge der zuletzt genannten Mikromeren bilden zugleich den Ursprung des Nervensystems.

Von der Darstellung des Entwicklungs-, speziell des Furchungsverlaufes, die ich eben gegeben habe, wird man viele Züge in den Arbeiten von PEREYASLAWZEWA, GARDINER und GEORGÉVITCH wiederfinden, trotz der Irrtümer, die alle drei Autoren begangen haben¹. Am richtigsten ist im allgemeinen der Furchungsverlauf, zumal der Ablauf der ersten Teilungen, noch von PEREYASLAWZEWA geschildert worden. Unrichtige Angaben über den weiteren Verlauf der Ent-

¹ Eine eingehendere Diskussion dieser Arbeiten wird erst in meiner ausführlichen Mitteilung erfolgen.

wicklung, insbesondere die auf Schrumpfbilder zurückzuführenden, irrigen Mitteilungen über das Vorhandensein von Darm und Leibeshöhle bei den Acoelen, machen indessen die Ergebnisse und Anschauungen der russischen Zoologin ganz undiskutabel. Dagegen liegen die grundlegenden Fehler der Abhandlungen von GARDINER und GEORGÉVITCH bereits in der Darstellung der ersten Teilungsakte. Wenn GARDINER bis zum 10-Zellenstadium nacheinander vier Mikromerenpaare von den beiden ersten Blastomeren sich abschnüren läßt, so hat er, wie ein Vergleich seiner mit den meinigen vollkommen übereinstimmenden Figuren lehrt, dabei jedenfalls die vom Stadium 6 zum Stadium 8 führende Teilung der Mikromeren *1a* und *1b* übersehen und demzufolge ihre Teilhälften irrigerweise als direkte Abkömmlinge der Makromeren bezeichnet. GEORGÉVITCH dagegen hat bis zum 8-Zellenstadium richtig beobachtet, dann aber den Fehler begangen, die Zellen *3a* und *3b* statt von den Makromeren, von den Mikromeren *2a* und *2b* herzuleiten, obwohl seine eigenen, das Größenverhältnis dieser Zellen richtig wiedergebenden Figuren beweisen, daß dem gar nicht so sein kann.

Während somit GARDINER bis zum Beginn der Gastrulation vier, GEORGÉVITCH dagegen nur zwei Paare von Mikromeren aus den beiden primären Blastomeren hervorgehen läßt, werden statt dessen drei solcher Zellenpaare gebildet; und der Verknennung dieser fundamentalen Tatsache ist es im wesentlichen zuzuschreiben, daß bisher eine Vergleichung der Acoelenentwicklung mit der der übrigen Turbellarien nicht möglich war. Betrachtet man allerdings die Bilder des Furchungsverlaufes mit ihrem so eigenartig nach der Zweizahl angelegten Typus, so werden einem schwerlich deutliche Beziehungen zu der einzigen Gruppe der Turbellarien, bei der sonst noch ein gesetzmäßiger Ablauf des Teilungsprozesses feststellbar ist, zu den Polykladen auffallen. Nichtsdestoweniger sind aber solche Beziehungen tatsächlich vorhanden, und zwar in einer Weise, die die Bedeutung der Cytogenie für die vergleichende Entwicklungsgeschichte in helles Licht rückt.

Um die Vergleichung der ersten Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen anschaulich zu gestalten, habe ich in der umstehenden Tabelle zu oberst das Schema des Furchungsverlaufes bei den Acoelen eingetragen, so wie es sich aus meiner Darstellung und den Figuren 1—15 ergibt. Darunter findet sich ein Schema des Cell-lineage bei den Polykladen, entworfen auf Grund der LANGschen Untersuchungen¹ und der die Angaben LANGs in

¹ ARNOLD LANG, Die Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monographie 1884.

einigen Punkten ergänzenden und korrigierenden Arbeiten von WILSON¹ und SURFACE². Es ergibt sich daraus eine geradezu erstaunliche Übereinstimmung der beiden Zellstammbäume neben einer einzigen höchst bedeutsamen Verschiedenheit. Bei den Acoelen teilt sich das Ei nur einmal in zwei primäre Blastomeren *A* und *B*, ehe die Bildung der Mikromeren beginnt; bei den Polykladen dagegen gehen der Mikromerenbildung zwei Teilungsakte, die die Entstehung von vier primären Blastomeren *A—D* zur Folge haben, voraus. Des weiteren aber vollzieht sich die Abfurchung dieser zwei bzw. vier Blastomeren in nahezu identischer Weise. Beachtet man, daß ich in der Tabelle das Teilungsschema nur für die Blastomeren *A* durchgeführt habe, da die Furchung der Blastomeren *B* bzw. *B—D* denselben Rhythmus zeigt, ihre Buchung also für unsere Zwecke nur eine Raumvergeudung wäre, beachtet man ferner, daß wegen der Abfurchung von vier Blastomeren die entsprechenden Teilungsstadien bei den Polykladen jeweils doppelt soviel Zellen aufweisen müssen als bei den Acoelen mit nur zwei sich abfurchenden Blastomeren, so dürfte die Tabelle im übrigen wohl für sich sprechen.

Die frappante Übereinstimmung, die danach zwischen der ersten Entwicklung der Acoelen einer- und der der Polykladen andererseits besteht, drückt sich vor allem nach zwei Richtungen hin aus. Einmal erstreckt sie sich auf den Gang des Furchungsverlaufes selbst, und zwar nicht nur auf dessen allgemeine Züge, sondern bis in die allerintimsten Einzelheiten hinein. Nimmt man die Verschiedenheit in der Anzahl der primären Blastomeren zunächst als gegebene Tatsache hin, so werden entsprechend den drei Quartetten von Mikro- oder Ektomeren, die bei den Polykladen alternierend in dextroter und läotroter Richtung gebildet werden, bei den Acoelen drei Ektomeren-duette, und zwar gleichfalls nach dem Spiraltypus, abgegeben. Dabei fallen zwischen die einzelnen Furchungsakte, durch die diese Ektomeren-duette und -quartette erzeugt werden, regelmäßig Teilungen der bereits vorhandenen Ektomeren, Details von untergeordneter Bedeutung, aber gleichfalls in beiden Gruppen in identischer Weise vor sich gehend; ich mache z. B. nur darauf aufmerksam, daß bei den Acoelen genau so, wie es von den Polykladen schon lange bekannt ist, beim Übergang vom Stadium 8 (bzw. 16) zum Stadium 16

¹ E. B. WILSON, Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. In: Annals New York Acad. Sc. vol. XI. 1898.

² FRANK M. SURFACE, The early development of a Polyclad, *Planocera inquilina* Wh. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1907.

(bzw. 32) zuletzt von allen Blastomeren die Zellen der $1n^2$ -Gruppe¹ sich teilen. Auch nach dem 16- bzw. 32-Zellenstadium dauert diese Übereinstimmung in den Einzelheiten der Ektomerenabfurchung im allgemeinen fort, zumal wenn man berücksichtigt, daß von da an die in der Tabelle verzeichnete Reihenfolge durchaus nicht mehr ganz genau innegehalten wird, sondern Unregelmäßigkeiten zeigt, auf die auch SURFACE aufmerksam macht. Darauf mögen zum Teil die kleinen Abweichungen beruhen, die die Tabelle in dem Abschnitt vom Stadium 16 bzw. 32 zum Stadium 32 bzw. 64 erkennen läßt. Sie verschwinden sofort, wenn man unter Überspringung der Zwischenstufen sich die Blastomeren vergegenwärtigt, die im Stadium 32 bei den Acoelen und im Stadium 64 bei den Polykladen vorhanden sind. Es sind durchweg die gleichen Zellen, hier wie dort; den einzigen Unterschied bildet der Umstand, daß bei den Polykladen die Furchung der Zellen $3n$, die bei den Acoelen bereits im Stadium 18 erfolgt, bis dahin unterblieben ist, und daß sich dafür die Zellen $1n^{112}$ bereits wieder geteilt haben. Indessen wird die Teilung der $3n$ -Zellen bei den Polykladen sehr bald, bis zum Stadium 74, nachgeholt.

Die Übereinstimmung der ersten Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen zeigt sich aber nicht nur hinsichtlich des Furchungsrhythmus, sondern ebenso sehr auch hinsichtlich der prospektiven Bedeutung der gleichnamigen Blastomeren. In beiden Gruppen liefern Abkömmlinge der drei Ektomerenquartette bzw. -duette die Hautbekleidung des künftigen Wurms. Derivate des ersten Quartetts und Duetts stellen hier wie dort den Ursprung des Zentralnervensystems dar, solche des zweiten den Ausgangspunkt für den (larvalen?) Mesoblast bei den Polykladen, für das periphere Parenchym bei den Acoelen, dessen mesodermaler Charakter — auf Grund vergleichend-anatomischer Befunde längst erschlossen — somit auch ontogenetisch erwiesen wird. Darüber, ob von den Nachkommen des dritten Ektomerenduetts bei den Acoelen einzelne sich auch an der Parenchymbildung beteiligen, habe ich mir bis jetzt noch keine vollkommene Klarheit verschaffen können. Auch bei den Polykladen ist die gleiche Frage — Teilnahme des dritten Quartetts an der Produktion mesodermaler Elemente — noch unentschieden. Nicht minder auffällig ist endlich die Übereinstimmung in dem Verhalten der Makromeren nach Abspaltung des letzten Ektomerenduetts bzw. -quartetts. In beiden Gruppen teilen sie sich

¹ In dieser Bezeichnung steht n für die Blastomeren a und b bei den Acoelen, für die Blastomeren $a-d$ bei den Polykladen.

um das Stadium 24 bzw. 40, um sodann bei den Polykladen das Entoderm, bei den Acoelen das zentrale verdauende Parenchym zu bilden. Nach den Mitteilungen des letzten Untersuchers der Polykladenentwicklung, SURFACE, soll bei *Planocera inquilina* von den aus der Teilung der vier Makromeren hervorgehenden acht Zellen nur eine einzige, 4d, den Darmkanal, sowie außerdem noch zwei Mesodermstreifen hervorbringen, während alle andern sieben Entomeren degenerieren, nachdem sie zum Teil vorher als Träger des Nahrungsdotters gedient hatten. Bei den Acoelen geht keine der von den Makromeren 3A und 3B sich ableitenden Zellen zugrunde, obwohl man in ihrer Umwandlung zu dem zentralen Syncytium die Anfänge einer Degeneration erkennen kann¹. Ich werde bei weiterer Durchsicht meiner Präparate mein besonderes Augenmerk darauf richten, ob sich nicht vielleicht auch von den Entomeren der Acoelen noch mesoblastische Elemente abspalten. Kommt doch bei so weitgehender Übereinstimmung den Befunden bei der einen Gruppe auch für die andre ein zum mindesten heuristischer Wert zu.

Der eben durchgeführte Vergleich läßt meines Erachtens keinen Zweifel darüber bestehen, daß die auffällige Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen weder auf Zufälligkeiten noch auf einer »adaptiven Anpassung des Furchungstypus« an die gleichen äußeren, mechanischen Bedingungen beruhen kann, sondern daß es sich hier um den Ausdruck einer »wirklichen Homologie«, einer Stammesverwandtschaft handelt. Wenn es schon schwierig wäre, sich eine mechanische Erklärung dafür vorzustellen, warum hier wie dort das Ektoderm gerade in der Form von drei und nur von drei Quartetten bzw. Duetten gebildet wird, warum die gleichen Blastomeren hier wie dort die Mesoderm- und Entodermanteile liefern, und warum die Übereinstimmung des Furchungsablaufes sich auch in scheinbar ganz gleichgiltigen Einzelheiten sekundärer Natur äußert, so lassen sich diese für ähnliche Vergleichszwecke bereits des öfteren, u. a. auch von SURFACE und von KORSCHOLT-HEIDER² geltend gemachten Erwägungen jetzt noch durch ein weiteres wichtiges Argument ergänzen: die Zurückführung der Identität des Teilungsprozesses bei den Acoelen und Polykladen auf analoge, entwicklungsmechanisch bedingte Ursachen erscheint in unserm Falle deshalb gänzlich ausgeschlossen, weil diese Ursachen bei den Acoelen auf nur zwei, bei den Polykladen dagegen auf vier primäre Blastomeren einzuwirken hätten. Es ist nicht einzusehen, warum die

¹ Vgl. dazu auch GEORGÉVITCH l. c. p. 352 ff.

² KORSCHOLT-HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 3. Liefg. 1909.

gleichen äußeren Ursachen auf äußerlich ganz verschiedene Substrate einwirkend Gleiches hervorbringen sollten. Die Übereinstimmung muß vielmehr in erblich fixierten Momenten ihren Grund haben, eine ancestrale Reminiszenz (WILSON) darstellen. Sie ist als ein Zeichen der phylogenetischen Verwandtschaft zwischen den Acoelen und Polykladen aufzufassen und beleuchtet damit gleichzeitig auch jene Beziehungen, die die moderne Cell-lineage-Forschung zwischen den Gruppen der Platoniden, Anneliden und Mollusken zu ermitteln am Werke ist.

Es erhebt sich zum Schlusse noch die schwierige Frage, in welcher Weise die ermittelten Beziehungen zwischen den Acoelen und Polykladen zu deuten sind, ob der Weg der Phylogenie von den Acoelen zu den Polykladen oder von den Polykladen zu den Acoelen führt. Dies so oft erörterte und noch immer ungelöste Problem spitzt sich für uns dahin zu: zu entscheiden, ob die Zweizahl der primären Blastomeren bei den Acoelen oder die Vierzahl bei den Polykladen das ursprüngliche Verhalten darstellt, ob man die Ableitung der einen Gruppe von der andern dadurch zu bewerkstelligen hat, daß man bei den Acoelen den Ausfall oder bei den Polykladen den Hinzutritt eines Teilungsschrittes als die Ursache dieser Differenz annimmt. Es ist unmöglich, diese Frage anders als an der Hand umfangreicher, vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen zu erörtern, wofür hier jedoch nicht der Platz ist. Ich möchte mir nur die Bemerkung gestatten, daß nach meiner Ansicht das primitivere Verhalten bei den Acoelen zu suchen ist. Dafür spricht auch der ganze übrige Entwicklungsverlauf dieser Formen, in dem nichts zu erkennen ist, was auf eine Rückbildung oder auf neotene Verhältnisse hindeutet. Speziell die Darmlosigkeit der Acoelen kann nicht durch sekundäres Verschwinden eines auf phylogenetisch jüngeren Stufen vorhandenen Darmes erklärt werden. Umgekehrt bieten dagegen die ontogenetischen Vorgänge bei der Bildung der Gastralhöhle der Polykladen die Möglichkeit, die Entstehung des Darmes aus einem kompakten verdauenden Syncytium abzuleiten: denn, wie die embryologischen Befunde von SURFACE ergeben haben, entwickelt sich das Lumen des Polykladendarms durch Degeneration und Einschmelzung einer Anzahl von Entomeren, die bei den Acoelen nicht zugrunde gehen, sondern im zentralen Parenchym dauernd erhalten bleiben.

Diskussion.

Herr ZIEGLER (Jena) bespricht die Ähnlichkeit und Unähnlichkeit mit der Furchung der Nematoden.

Herr MARTINI (Rostock) bemerkt, daß bei Nematoden nur die der Zelle 3A entsprechende Zelle Entoderm hervorgehen läßt, während die in den Bildern 3B entsprechende Zelle nur ekto- bzw. mesodermale Zellen bildet. Es läßt sich die Ähnlichkeit in den Bildern gewisser Stadien (4—16) nur als äußerlich ansehen.

Herr BRESSLAU bemerkt, daß er die Frage, ob die äußern Ähnlichkeiten mit dem Furchungsprozeß der Nematoden, die im Verlauf der ersten Teilungen bei *Convoluta* zweifellos zutage treten, auf Homologien oder Analogien beruhen, einstweilen noch nicht für diskutierbar hält. Dagegen ist dem Gesagten hinzuzufügen, daß die Verhältnisse der Acoelenentwicklung gewisse Berührungspunkte mit den eigentümlichen Vorgängen in der Ontogenie der Rhabdocoelen darbieten und daher vielleicht geeignet sind, auch diese dem Verständnis näher zu bringen.

Vortrag des Herrn V. FRANZ (Helgoland):

Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges.

(Mit 2 Figuren.)

Ich erlaube mir, Sie heute mit einem Teil meiner Studien am Vogelauge bekannt zu machen. Angeregt wurden diese Studien durch ein wertvolles Material, das ich der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft und namentlich dem Manne verdanke, der heute leider nicht mehr in unsrer Mitte weilt: FRITZ RÖMER.

Eine der Untersuchung besonders bedürftige Frage erschien mir von Anfang an die nach dem Akkommodationsapparat des Vogelauges, nachdem die außerordentlich klaren Darlegungen von BEER neuerdings Widerspruch erfahren hatten. Ich gab mich von Anfang an der Hoffnung hin, durch die morphologische Untersuchung auch über den Vorgang der Akkommodation zu einiger Klarheit zu kommen (ein Weg, den beim Vogelauge schon BRÜCKE [1846] ging), und die Hoffnung hat mich nicht getäuscht.

Ich beginne daher mit der Darstellung des Akkommodationsmechanismus, wie er sich nach meinen Untersuchungen ergibt, muß allerdings hinsichtlich der ausführlichen Begründung mancher Punkte auf die später erscheinende definitive Publikation verweisen.

Die morphologische Untersuchung des Gegenstandes ist makroskopisch wie mikroskopisch außergewöhnlich schwierig. Für die makroskopische Prüfung sind die Objekte meist zu klein, um die Einzelheiten erkennen zu lassen, namentlich wenn man sich auf die Betrachtung von Durchschnitten durchs Auge beschränkt, wie bisher hauptsächlich geschehen. Im Mikrotomschnitt aber erkennt man oft

nicht das normale Verhalten, weil irgend ein zufällig getroffenes Gefäß oder ein Nervenast das Bild sofort modifiziert. Männer wie HEINRICH MÜLLER, BEER, HEINE sind zu Vorstellungen gekommen, die ich für unrichtig halten muß. Ich wäre zu keiner bestimmten Meinung gekommen, hätte ich nicht die Möglichkeit gehabt, die Betrachtung der Schnitte mit der makroskopischen Präparation zu verbinden. Denn ein ganz klares Bild ist nur dann zu erhalten, wenn man es unternimmt, die fraglichen, sämtlich zirkulär angeordneten Teile räumlich, ringförmig zu präparieren, so daß ein Muskel, der im Schnitt als schmaler Streifen erscheint, als breites, meridional-faseriges, muskulöses Ringband vor dem Beobachter liegt.

Die Zahl der intraokularen Muskeln, welche man bisher für die Linsenakkommodation des Vogelauges verantwortlich machen wollte, ist nicht gering, es sind ihrer vier:

1. der Sphincter iridis,
2. der CRAMPTONSche Muskel,
3. der MÜLLERSche Muskel,
4. der BRÜCKESche Muskel.

1. Der Sphincter iridis (*sph*) soll an der Peripherie der Iris eine besondere Portion aufweisen, die bei der Kontraktion der Pupille auf die Linse einen Druck ausübt. Eine solche Portion muß ich nun aber bestimmt leugnen, vielmehr ist der Sphincter iridis eine einheitliche Muskelmasse, und ich muß sagen, ich habe nichts gefunden, weswegen ich genötigt wäre, ihm eine andre als eine einheitliche Funktion, die der Pupillenverengerung, zuzuschreiben.

2. Der CRAMPTONSche Muskel (*cr*) entspringt am Innenrande der Sklera, cum grano salis gesagt: am Skleraknochen (*kn*), (von dem er jedoch noch durch sehniges Skleragewebe getrennt ist). Er inseriert in die innere Lamelle der Hornhaut. Hiernach ist seine Beteiligung an der Hornhautakkommodation klar: er ruft durch seine Kontraktion die durch BEER experimentell erwiesene Verminderung der Hornhautkrümmung an der Peripherie der Hornhaut, mithin eine Verstärkung der Krümmung in ihren Zentralteilen hervor, was eine Verstärkung der Lichtbrechung bedeutet. Ebenso klar ist für mich auch der Sachlage nach, daß er auf die Linsenakkommodation ohne Einfluß ist (gegen BEER).

3. Der MÜLLERSche Muskel (*m*) verbindet die Innenseite des CRAMPTONSchen Muskels (*cr*) mit einer weiter proximal gelegenen Stelle des Corpus ciliare (*c.c*). Sein Punktum fixum — seine Linea fixa — kann nur an der Innenseite des CRAMPTONSchen Muskels gesucht werden, denn andernfalls könnte er nicht auf die Linse wirken. Tatsächlich entspringt er an einer Bindegewebsschicht, die den CRAMP-

TONSchen Muskel innen umkleidet, und in welcher sich der CRAMP-
TONSche Muskel wie in einer Hülse bewegt. Sein Punktum mobile
hat also den BRÜCKESchen Muskel am Corpus ciliare. Durch seine
Kontraktion muß er also das Corpus ciliare parallel der Sklera an-
ziehen. HESS hat ihn neuerdings treffend Protractor corporis ciliaris
genannt. Da am Corpus ciliare die Linse befestigt ist, so bewirkt
er die Linsenakkommodation.

Er allein bewirkt diese. Der BRÜCKESche Muskel, der fast den-
selben Verlauf haben, nur weiter proximal, an der Sklera, entspringen
soll, würde zwar genau dieselbe Wirkung haben wie der MÜLLERSche

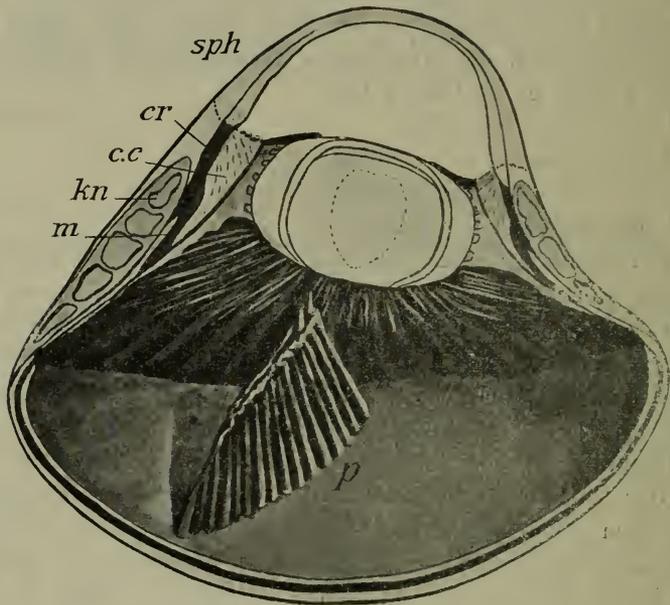


Fig. 1.

Muskel, es existiert aber nach meinen Untersuchungen das, was man
heute als BRÜCKESchen Muskel oder BRÜCKESche Portion des Ciliar-
muskels bezeichnet, gar nicht. Ich sehe mich hiermit im Gegen-
satze zu vielen. BRÜCKE hat wohl den Ciliarmuskel am Eulenaug,
an welchem er nach meinen Erfahrungen äußerst schwach ausge-
bildet und ungemein schwer erkennbar ist, und am Kasuarauge
ziemlich richtig dargestellt, nur möchte ich nach meinen Beobach-
tungen an vielen Augen, u. a. am Straußenaug vermuten, daß er
für Kasuare den Ursprung des Muskels zu weit proximal angibt.
HEINRICH MÜLLER beschrieb bei *Falco* völlig richtig den Ciliar-
muskel (sog. MÜLLERSchen Muskel), außerdem aber will er eine, den

BRÜCKESchen Angaben entsprechende Portion gefunden haben. Ich fand diese weder bei *Falco*, noch bei *Aquila*, noch bei sonst einem Vogel¹. Das dichte Sichanschniegen des MÜLLERSchen Muskels an die Sklera, künstliche Verzerrungen des Faserverlaufs, zufällige Aufteilung des Muskels durch einen Nervenstamm, das etwa mögen die Ursachen sein, die viele veranlaßt haben, außer der MÜLLERSchen Portion noch eine BRÜCKESche Portion des Ciliarmuskels zu erblicken, eine Portion, welche dem von BRÜCKE für's Eulenaue beschriebenen Muskel entspräche. Für die Funktion ist übrigens die Frage, ob beide Muskeln oder nur einer vorhanden, durchaus unerheblich, weil ja beiden höchstens ein und dieselbe Funktion zufiele.

BRÜCKE bezeichnete seinen Muskel als Tensor chorioideae. Diese Funktion kann aber weder dem BRÜCKESchen, noch dem MÜLLERSchen Muskel zufallen, weil das Corpus ciliare, bevor es in die Chorioidea übergeht, an der Sklera ganz fest haftet und zwar, wie zuerst HESS hervorhebt, durch ein aus glänzenden, sehr elastischen Fasern bestehendes Band (*lg* in Fig. 2).

Der Zug des Muskels kann sich vielmehr nur auf das Corpus ciliare beschränken, welches damit, wie schon gesagt, auf die Linse wirkt.

Die Muskulatur des Linsenakkommodationsapparates im Vogelaue besteht also nur in einem einzigen Muskel, sie ist also viel einfacher, als bisher immer beschrieben.

Hingegen sind die übrigen Teile des Apparates viel komplizierter als bisher beschrieben.

Offenbar ist für den Effekt der Akkommodation das Wesentliche, daß das Corpus ciliare der Linse genähert wird.

Auch im menschlichen Auge wird durch die Kontraktion des Ciliarmuskels das Corpus ciliare der Linse genähert. Die Folge ist, daß die Linse, die ja mit den Zonulafasern am Corpus ciliare hängt, sich vermöge ihrer elastischen Spannung der Kugelform nähern kann (HELMHOLTZ).

Wie verhält sich dagegen das Vogelaue?

Die Linse ist in ihm nicht nur 1. an den Fasern der Zonula zinnii (xx) befestigt, sondern auch 2. an den Ciliarfortsätzen.

1. Insoweit sie in die Zonulafasern eingespannt ist, muß sie durch die Annäherung von deren Ursprüngen — des Corpus ciliare — eine Entspannung erfahren. Sie unterliegt also zum Teil einer Wirkung, die der im Menschaue nahe kommt, die der HELMHOLTZschen

¹ Ich glaube, ich würde nur Verwirrung anrichten, wenn ich den sogenannten MÜLLERSchen Muskel deshalb als BRÜCKESchen Muskel bezeichnen wollte, weil BRÜCKE ihn, den einzigen Ciliarmuskel, vor MÜLLER gesehen hat.

Theorie entspricht und die noch von BEER als die ausschließliche angenommen wurde.

2. Die Tatsache, daß die Linse auch an den Ciliarfortsätzen befestigt ist, wurde bis zum Jahre 1909 (wo HESS' Arbeit erschien) von allen Physiologen übersehen, nur der Morphologe C. RABL hat ihr Rechnung getragen und kam schon vor mehr als zehn Jahren zu dem wohlbegründeten, wenn auch noch hypothetischen Schlusse,

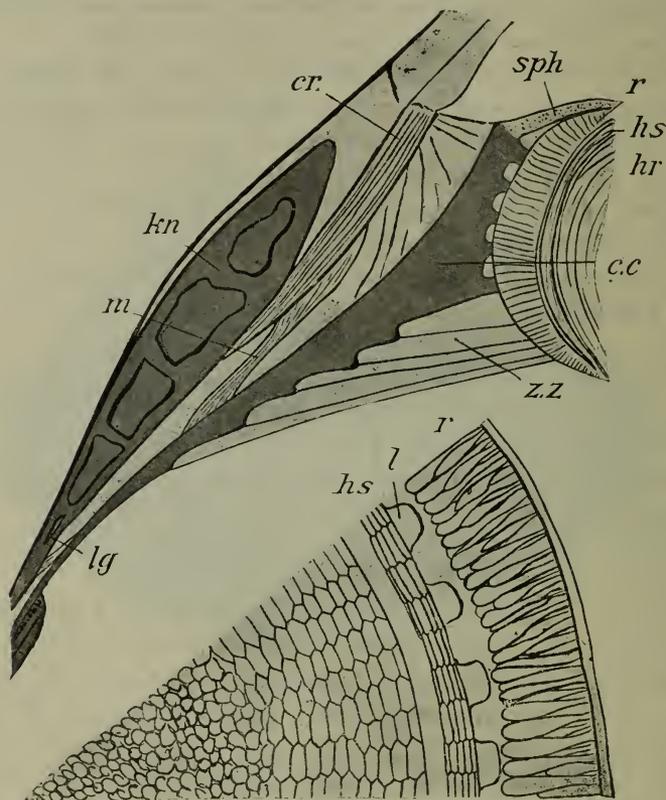


Fig. 2.

aufdaß die Ciliarfortsätze die Linse einen Druck ausüben. Tatsächlich ist bei der von mir beschriebenen Gruppierung der Muskulatur diese Annahme ganz unumgänglich.

Während also im Säugerauge nur eine Wirkung auf die Linse ausgeübt wird, erfolgen im Vogelauge zwei solche: das Vogelauge hat, gegenüber dem Säugerauge, eine Zutat.

Daß mit dieser Zutat auch diejenige Zutat, die wir an der Linse

im wohlbekannten Ringwulst (*r*) finden, zusammenhängt, ist eine einwandfreie, schon vergleichend-anatomisch begründete Annahme¹.

Wir kommen aber jetzt zu Teilen, wo wir den Mechanismus nicht mehr ganz genau, sondern nur andeutungsweise erschließen können.

Der Ringwulst kommt, weil hinter der Iris gelegen, optisch nicht in Betracht, dagegen ist er durch seinen radiärfaserigen Bau geeignet, den von den Ciliarfortsätzen ausgeübten Druck auf die nach innen von sich gelegenen Teile zu übertragen. Es fragt sich, was für eine Wirkung wird der Druck auf die nach innen vom Ringwulst gelegenen Teile zur Folge haben?

Außer einer bloßen Formveränderung kommt wahrscheinlich noch etwas andres zustande.

An den Ringwulst schließt sich nämlich nach innen nicht sogleich die Hauptfasermasse der Linse an. Vielmehr ist überall zunächst eine dünne Schicht von relativ wenigen Linsenfasern gesondert vorhanden. Sie umschließen die Hauptfasermasse in Form einer Schale, daher gebe ich ihnen den Namen Hüllschale (*hs*).

Bei *Motacilla* habe ich durch Linsenquerschnitte festgestellt — und das Faktum ist wahrscheinlich allgemeiner vorhanden — daß der Hüllschale außen meridionale Leisten (*l*) aufsitzen. Ich muß zugeben, daß ich mir über den Entstehungsmodus der Leisten im unklaren bin. Sie sind homogen — nicht zellig —, also wohl ein Sekretionsprodukt. Zu den Fasern der Hüllschale, deren jede je eine Zelle ist, stehen sie in keiner unmittelbaren Lagebeziehung. Die Fasern des Ringwulstes sezernieren zwar, aber ihr Sekret erfüllt den Raum zwischen Ringwulst und Hüllschale, und es ist schwer vorstellbar, wie aus der formlosen Sekretmasse die geformten Gebilde entstehen sollen. Aber die Leisten werden sicher von funktioneller Bedeutung sein.

Zieht man alles in Betracht, so scheint mir folgende Annahme nahe zu liegen. Die Leisten werden dazu dienen, ein Seitwärtsabgleiten der Ringwulstfasern zu verhüten, sobald der akkommodative Druck erfolgt.

Die Hüllschale selbst wird als Gleitbahn für die Hauptmasse der Linse dienen. Ich vermute also, daß bei der Akkommodation die Hauptmasse der Linse in der Hüllschale sei es distad, sei es proximal rutscht. Der Raum für diese Bewegung dürfte vorhanden sein, denn fast immer fand ich an den konservierten Linsen einen Hohl-

¹ Wie alle Figuren dieser vorl. Mitteilung, so ist ganz besonders die der Linse von *Motacilla* schematisiert: die Linse besteht in Wirklichkeit aus relativ viel feineren Fasern.

raum (*hr*) zwischen dem distalen Ende der Hauptfasermasse und der Hüllschale.

Die soeben ausgesprochene Vermutung mag vielleicht falsch sein, sicher ist sie unzulänglich, denn ich kann es nicht wagen, zu entscheiden, in welcher Richtung die angenommene Bewegung erfolgt.

Aber jedenfalls sehen wir aus der Auffindung der Hüllschale und der ihr aufsitzenden Leisten, daß die Vogellinse noch ein sehr viel komplizierterer Mechanismus ist, als man bisher wußte, und daß noch keine physiologische Untersuchung in allem ihrer Gestaltung Rechnung getragen hat.

In diesem Zusammenhang möchte ich auch erwähnen, daß die Zentralfasermasse, durch ihre weiße Farbe im konservierten Präparat leicht kenntlich, meist von sehr bestimmter Form ist: bald öval, bald mit proximaler oder distaler Konkavität. Es soll aber mehr eine topographische als eine physiologische Bezeichnung sein, wenn ich die Zentralfasermasse unter dem Namen Zentrallinse von der Hauptlinse unterscheide.

Von rein morphologischen Untersuchungen ausgehend, bin ich zur Erörterung physiologischer Fragen gekommen. Ich habe genau auseinandergesetzt, inwieweit ich die physiologischen Schlüsse für bindend halte und inwieweit nicht.

Ein Urteil darüber, ob ich mich in diesen Grundlagen der weitergehenden Schlüsse täusche oder nicht, braucht von der Zukunft nicht abgewartet zu werden, es ist schon gefallen, und zwar durch eine bereits erwähnte, physiologische Arbeit von HESS 1909. Ich erhielt ein Separatum dieser Arbeit vom Verfasser, vermutlich noch vor dem Erscheinen des Heftes des Arch. f. Augenheilkde., am 17. II. 09, elf Tage nachdem ich ein definitives Manuskript¹ an Herrn Prof. SPENGLER abgesandt hatte.

Meine Arbeit enthält noch manches andre als die Analyse des Akkommodationsvorganges. Aber auch in diesem Teile glaube ich an dem Manuskript keine Änderung mehr vornehmen zu sollen, da es entschieden von Interesse ist, daß ich unabhängig zu Ergebnissen kam, die mit denen von HESS übereinstimmen, von denen der früheren Untersucher aber ganz wesentlich abweichen.

Die Erörterung einiger Hauptergebnisse der HESSschen Arbeit wird nicht nur der Stütze meiner Anschauungen dienen, sondern ich will damit dem ausgezeichneten Ophthalmologen auch gern die Priorität in den fraglichen Punkten ausdrücklich zugestehen. Das Ver-

¹ Erscheint in den Zoolog. Jahrbüchern, Abt. f. Anatomie.

hältnis der HESSschen Ergebnisse, soweit sie hier in Betracht kommen, zu den meinen möchte ich so ausdrücken: in einigen Punkten herrscht durchaus Übereinstimmung, in einem Punkte herrscht Abweichung, endlich gibt es Gebiete, die weder HESS noch mir ganz zugänglich waren.

Übereinstimmung herrscht darin, daß auch HESS die akkommodative Druckwirkung der Ciliarfortsätze — nicht annimmt, sondern sie sah, zum ersten Male erweist. Ferner weist HESS nach, daß die Ursprünge der Zonulafasern sich bei der Akkommodation der Linse nähern. Es liegt offenbar gar kein Widerspruch zwischen HESS' und meinen Angaben vor, wenn HESS hervorhebt, es käme nie zu einer wirklichen Erschlaffung der Zonula. Die Übereinstimmung erstreckt sich auch auf die Auffassung von den die Linse umgebenden Teilen des Akkommodationsapparates und ihren Bewegungen: wie ich schon sagte, kann ich den von HESS vorgeschlagenen Namen *Protractor corporis ciliaris*, statt *Tensor chorioideae*, bereitwillig annehmen; dagegen ist der CRAMPTONSche Muskel nach HESS, wie nach mir, an der Linsenakkommodation unbeteiligt.

Abweichung besteht über die Frage der Mitwirkung der Iris. HESS nimmt eine solche an. Noch bin ich nicht davon überzeugt, daß diese Angabe von HESS, die zu jener BEERS im Widerspruch steht, das Richtige trifft. Doch ein bestimmtes Urteil darüber, ob HESS nicht bei der Resektion der Iris zugleich das Ligamentum pectinatum zerstört hat, in welchem Falle die Linsen schon der Kugelform zustreben, die Wirkung der elektrischen Reizung also vermindert ausfallen muß, steht wohl nur dem zu, der HESS' Versuche wiederholt hat.

Die Gebiete, auf welchen weder HESS noch ich zur völligen Klarheit kamen, sind die der feineren Eigentümlichkeiten der Linse. Über den Ringwulst äußert sich Verf. ähnlich wie ich. Die Hüllschale mit ihren eigenartigen Leisten kannte er noch nicht. Es sei noch hervorgehoben, daß wir der HESSschen Arbeit noch viele interessante Aufschlüsse über die vergleichende Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges bei Vögeln und Reptilien verdanken.

Um zur biologischen Würdigung des Vogelauges überzugehen, so möchte ich hier jetzt darauf hinweisen, daß wir in fast allen den Teilen des Akkommodationsapparates der Vögel nicht nur gegenüber den »niederen« Wirbeltieren, sondern auch gegenüber den Säugetieren Zutaten finden, und zwar in physiologischer, wie in morphologischer Hinsicht.

Schon der Akkommodationsbreite dürfen wir gedenken. Wohl alle Vögel können ihr Auge sowohl auf unendlich, als auch auf große Nähe einstellen, und besonders bei den kleineren Vögeln, die bei der Nahrungssuche sehr nahe sehen müssen, ist eine größere Akkommodationsbreite als bei den meisten Säugetieren wahrscheinlich. Es macht wenig aus, wenn nach HESS bei Reptilien (Schildkröten) gelegentlich eine noch erheblichere Akkommodationsbreite gefunden wird als bei den Vögeln, mit denen bisher experimentiert wurde (zumal diese durchgehends zu den größeren Arten gehören). Wir werden sagen dürfen, daß die Klasse der Vögel im Durchschnitt die größte Akkommodationsbreite aufweist.

Daß ferner die Schnelligkeit der Akkommodation bei Vögeln größer ist als bei den andern Wirbeltieren, vermutete schon RABL nach biologischen Momenten — jeder wird ihm zustimmen —, BEER erschloß es aus der Tatsache, daß die Vögel eine quergestreifte Akkommodationsmuskulatur besitzen, HESS hat es neuerdings experimentell bewiesen.

Mit diesem Plus an Leistungen hängen die Zutaten im morphologischen Bau natürlich zusammen.

Als einziges unter den Wirbeltieraugen verfügt das Vogelauge nicht nur über eine Linsenakkommodation, sondern auch über eine Hornhautakkommodation.

Was ferner die Linsenakkommodation betrifft, so sahen wir, daß sie nicht nur unter Entspannung, sondern außerdem unter Komprimierung der Linse zustande kommt.

Wahrheitsgetreu will ich hervorheben, daß, nach bisheriger Kenntnis des Säugerauges (d. h. nach fast ausschließlich am Menschen angestellten Beobachtungen) der Akkommodationsmuskel hier allerdings komplizierter gebaut ist als im Vogelauge. Hat aber HESS recht, daß auch der Irismuskel auf die Vogellinse einen Druck ausübt, so haben wir eine neue Zutat im Vogelauge.

An der Linse sind natürlich zu erwähnen: Ringwulst und Hüllschale mit ihren meridionalen Leisten.

Die Akkommodation ist es, die auch andern Teilen des Vogelauges den Stempel aufdrückt.

Irgendwie wird der knöcherne Sklerotikalring des Vogelauges mit der Akkommodation zu tun haben; in welcher Weise, darüber kann man vielleicht verschiedener Meinung sein.

Vor allem aber steht der Fächer im Auge der Vögel (Pecten, *p*) in Beziehung zur Akkommodation, wie schon RABL vermutete. Ich habe vor Jahresfrist in der Versammlung der Dtsch. Zool. Gesellschaft darüber vorgetragen, daß ich dieses äußerst merkwürdige Organ für

ein Sinnesorgan halte, das befähigt ist, die bei der Akkommodation entstehenden intraokularen Druckschwankungen zu empfinden.

Die Kompliziertheit und die Schnelligkeit der Akkommodation im Verein damit, daß das Vogelauge dieser Funktion sein eigenartiges Gepräge verdankt, berechtigen wohl zu dem Ausspruch, den ich bereits an anderer Stelle tat: das Vogelauge ist das Akkommodationsauge kat' exochen.

Es ist das der eine der Gesichtspunkte, von welchen aus ich meine heutigen Ausführungen überschrieb: Versuch einer biologischen Würdigung des VogelAuges.

Noch auf ein weiteres wollte ich hinweisen, etwas, wofür auch mit den Worten: biologische Würdigung des VogelAuges nicht der richtige Ausdruck gefunden ist.

Obwohl das Vogelauge nicht nur physiologisch, sondern besonders morphologisch vor allen andern WirbeltierAugen viel voraus hat, hüte ich mich etwas vor dem naheliegenden Ausdruck: es ist das vollkommenste oder höchstentwickelte Auge; denn offenbar könnte ein Mensch mit einem Adlerauge wenig anfangen. Das Vogelauge ist, genau wie das Menschenauge, den erforderlichen Bedingungen, und nur diesen angepaßt; doch wird jedem klar sein, was ich meine.

Jedem wird auch die Vorstellung geläufig sein, daß in vielen Tiergruppen die »Organisationshöhe« des Auges der des Gesamtorganismus parallel zu gehen scheint. Beispiele sind erstens das gesamte Organismenreich, denn den Pflanzen fehlt, wenn auch nicht der Lichtsinn, doch das Auge; ferner die Mollusken, die Spinnen, wohl auch die Krebse, verschiedene Insektengruppen. Für das Geruchsorgan gilt die Regel durchaus nicht.

Andre Tiergruppen gibt es allerdings, bei welchen die Regel nicht zutrifft; so die Echinodermen, in der gewöhnlichen Reihenfolge: Asteroideen, Ophiurideen, Crinoideen, Echinoideen, Holothurien.

Für die Wirbeltiere trifft die Regel recht schön zu, wenn wir die Selachier mit Teleostiern, diese mit Amphibien (Frosch), diese mit Reptilien, sie mit den Vögeln vergleichen.

Aber wenn die Säugetiere höher stehen als die Vögel, so trifft sie nicht zu.

An diesem Punkte der Überlegungen drängt sich die Frage auf, ob es wirklich berechtigt ist, die Säugetiere über die Vögel zu stellen. Noch nie ist meines Wissens diese Frage gestellt worden, vielmehr ist immer das Gegenteil als selbstverständlich betrachtet worden. Hat die landläufige Anschauung tatsächlich die volle innere Berechtigung, mit der man in der Morphologie derartige Abschätzungen

vornehmen zu können glaubt? Oder sehen wir etwas in die Dinge hinein, was in Wahrheit nicht in ihnen liegt?

Ich gestehe, daß ich mich aus vielen Gründen versucht fühlen könnte, die Vögel für höher organisiert zu halten, als die Säuger. Ich glaube, ich brauche auf die zahllosen Eigentümlichkeiten, in denen der Organismus der Vögel weiter von der Norm des Wirbeltieres abweicht, als jener der Säugetiere, hier nicht genau einzugehen. Sie liegen im Kopfbau, im Körperbau, im ganzen Skelett, in der Hautbekleidung, im Zirkulationssystem, in den Atmungsorganen, in physiologischen und in phylogenetischen Momenten. Bindende Gegenbeweise finde ich nicht einmal im Urogenitalapparat, da die Vögel hier andre Wege einschlagen als die Säuger und da die Fortpflanzungsorgane, wenn man die sekundären Eihüllen mit hinzurechnet, bei Vögeln in verschiedener Hinsicht viel komplizierter gestaltet sind als bei Säugetieren.

Die Entwicklung des Gehirns liefert im ganzen wohl einen Gegenbeweis, besonders dann, wenn man speziell die Entwicklung des Großhirns betrachtet. Sie allein aber kann kaum aufkommen gegenüber den vielen für meine Darlegung sprechenden Beweisen.

Obwohl ich nun die Meinung, daß der Vogel höher entwickelt sei als das Säugetier, für so ganz paradox nicht halte, ist es doch nicht die meinige. Mein Urteil geht vielmehr dahin, daß wir uns aller derartigen Abschätzungen zu enthalten haben, weil sie durchgehends anthropozentrisch sind.

Die weitgehende Konsequenz dieses Schlusses ist, daß alle gleichzeitig lebenden Tiere nur auf eine Höhe gestellt werden können, z. B. auch Mensch und Amöbe, oder Mensch und Bacillus — wie Sie wollen. Stammbäume des Organismenreiches besagen also nur dann nicht mehr, als wirklich ist, wenn man sie paläontologisch konstruiert, d. h. wenn man gleichzeitig lebende Tiere prinzipiell auf gleiche Höhe stellt.

Mancher von Ihnen wird vielleicht schon Ähnliches durchdacht haben, doch bin ich mir nicht im Zweifel darüber, daß jeder, der ähnliche Überlegungen noch nicht durchgemacht hat, sich zu vielleicht lebhaftem Widerspruch angeregt fühlen wird, der mir durchaus erklärlich ist. Denn abgesehen davon, daß so allgemeine Sätze noch ausführlicher begründet werden müssen — ich habe es an anderer Stelle getan —, sind wir zu sehr an derartige Werturteile gewöhnt, als daß wir es leicht hätten, die uns umgebende Natur wertfrei, objektiv zu betrachten. Ich muß ja selbst gestehen, daß ich mich oft versucht fühle, die Vögel über die Säuger zu stellen.

Aber wenn ich bei einigen auch für heute mit der Ansicht Bei-

fall finde, daß der Mensch nicht das höchstentwickelte aller Tiere ist, daß in ihm nicht die Tierreihe gipfeln muß, daß dies alles nur anthropozentrischer Selbstbetrug ist, so wäre ja schon etwas erreicht.

Der Mensch ist durch die Naturforschung immer weiter herabgewürdigt worden: seine Erde steht nicht mehr im Zentrum der Welt, er ist nicht mehr das Lieblingskind des Schöpfers, er steht nicht mehr körperlich, nicht mehr geistig außerhalb des Tierreiches. Die anthropozentrische Denkweise hat ihm seit Menschengedenken einen höheren Platz angewiesen als er verdient, und sie tut dies auch heute noch.

HAECKELS Schriften, DARWINS »Abstammung des Menschen« und alle übrigen einschlägigen Werke sind bekanntlich ganz und gar durchzogen von der Meinung, daß nicht nur im Laufe der Zeiten niedere Formen sich zu höheren entwickeln — was man in der Mehrzahl der Fälle gelten lassen darf, wenn höher so viel wie differenzierter bedeuten soll —, sondern auch daß der Mensch den Endpunkt der gewaltigen, großen Reihe bilde. Wohl findet man hier und da bei den genannten Männern Annäherungen nach einer objektiveren Auffassung hin, die der meinigen ähnelt. Doch ist bisher durchaus nicht die anthropozentrische Ansicht überwunden, daß der Mensch die »höchst entwickelte Blüte« darstellt (HAECKEL im »Menschenproblem« 1908). Dies eben halte ich für irrtümlich, für a priori höchst unwahrscheinlich, und ich meine, daß auch in zahlreichen andern Fällen die Ausmerzungen der unwillkürlich angewandten, anthropozentrischen Irrtümer unsere Urteile über Hoch und Niedrig modifiziert, ja sie gegenstandslos macht. Jedes Wesen ist doch in seiner Art vollkommen. Darum glaube ich, daß die Gedanken, die ich heute nur kurz andeuten konnte, nicht ohne Belang sind für unsere zoologische Auffassung vom Organismenreich.

Literatur.

1. BEER, TH., Studien über die Akkomodation des Vogelauges. Pflügers Archiv. Bd. 53. 1892.
2. FRANZ, V., Die Welt des Lebens in objektiver, nicht-anthropozentrischer Betrachtung. Leipzig (Joh. Ambros. Barth) 1907.
3. — Der Fächer im Auge der Vögel. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 18. Jahresvers. 1908. Leipzig 1908.
4. — Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biolog. Zentralblatt. Bd. 28. 1908.
5. HEINE, L., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Akkomodation des Vogelauges. Graefes Archiv für Ophthalmologie. 44. Jahrgang. Bd. 45. 1898.

6. HESS, C., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 62. 1909.

7. MÜLLER, H., Über den Akkomodationsapparat im Auge der Vögel, besonders der Falken. Archiv für Optik. III. Auch abgedruckt in HEINRICH MÜLLERS gesammelten und hinterlassenen Schriften, Bd. I. Leipzig, W. Engelmann, 1872.

8. RABL, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. II. Teil. Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 67. 1898.

Vortrag des Herrn A. BORGERT, nebst Demonstration:

Über fettige Degeneration bei Radiolarien.

(Mit 13 Figuren.)

Die Beobachtungen, über die ich hier nur in aller Kürze berichten will¹, machte ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell bei *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Zu einer gewissen Zeit fand ich unter meinem Material, und zwar gar nicht einmal ganz selten, in merkwürdiger Weise veränderte Exemplare der erwähnten Tripyleen-Art. Manche Individuen wiesen nämlich in ihrer Zentralkapsel eine oder mehrere blasenartige Bildungen auf, die in denjenigen Fällen, wo FLEMMINGSche Flüssigkeit oder andere osmiumhaltige Gemische zur Fixierung verwandt worden waren, zahlreiche mehr oder minder tief geschwärzte Kügelchen umschlossen. Die dunkeln Kügelchen, unter denen sich größere und kleinere befanden, zeigten sich stets peripher in einer Kugelschale unfern der Blasenwandung gelagert. War dagegen Eisessigsublimat zur Anwendung gekommen, so sah man zwar die Blasen erhalten, aber man vermißte in diesen Fällen die Einschlüsse in ihrem Innern. Bei derartig veränderten lebenden Tieren, wie sie mir allerdings leider nur zweimal zu Gesicht kamen, erschienen die sonst durch Osmiumsäure geschwärzten Kügelchen gelblich und stark lichtbrechend. Die angeführten Befunde, vor allen Dingen das Verhalten gegenüber den verschiedenen Reagentien ließen unzweideutig erkennen, daß es sich bei den erwähnten Einschlüssen um eine fettartige Substanz handelt. Doch will ich hierzu gleich noch bemerken, daß im vorliegenden Falle das Fett nicht, wie bei den Elaioplasten der Pflanzen oder der Ölkugel der koloniebildenden Radiolarien, an ein protoplasmatisches Substrat gebunden ist, denn die Fettkügelchen waren dort, wo eine Lösung stattgefunden hatte, gänzlich verschwunden, ohne eine Restsubstanz zu hinterlassen.

¹ Eine im Einzelnen ausführlichere Darstellung der Befunde wird im Archiv für Protistenkunde, Bd. 16, Heft 1 (S. 1—24, Taf. I) erscheinen.

Je nach der Lage und der Zahl der vorhandenen Blasen bieten die Aulacanthen einen recht wechselnden Anblick dar; auch die Veränderungen, die der Radiolarienkörper durch das Auftreten der in Rede stehenden Bildungen im einzelnen erfährt, lassen Verschiedenheiten erkennen.

Gehen wir aus bei der Betrachtung der Erscheinungen von einem normalen Individuum, so sehen wir in Fig. A die hauptsächlichsten Bestandteile des Tieres im Bilde wiedergegeben: die Zentralkapsel mit dem vom Endoplasma umgebenen großen, bläschenförmigen Kern, der die charakteristische radiäre Anordnung der Chromatinzüge zeigt

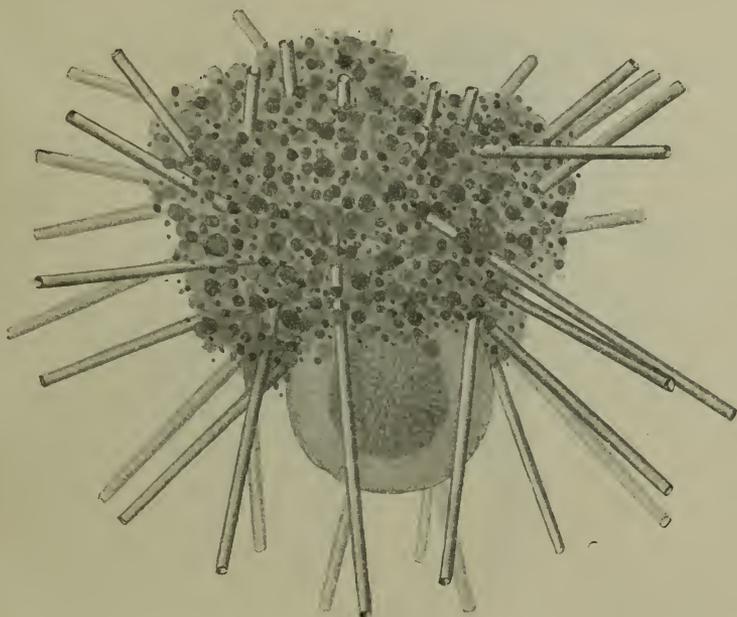


Fig. A.

und das Phaeodium, in dem die (in der Zeichnung abgebrochen dargestellten) Radialstacheln zusammenlaufen.

Die zweite Abbildung, Fig. B, gibt die gleichen Teile einer *Aulacantha* wieder, bei der eine einzelne große Blase vorhanden ist, die hier die Stelle des Kernes in der Zentralkapsel einnimmt.

Mehrere, und zwar fünf Blasen weist die in Fig. C abgebildete Zentralkapsel auf und in Fig. D endlich haben wir ein Exemplar mit zwölf derartigen Bildungen im Innern der Zentralkapsel vor uns. In den beiden letzteren Fällen gehören die Blasen dem Endoplasma an. Auf die Strukturveränderungen, die dieses wie auch der Kern erleidet, komme ich sogleich zu sprechen, es sei an

dieser Stelle nur noch auf die Erweiterung hingewiesen, die die Zentralkapsel durch das Auftreten einer größeren Zahl solcher Fettblasen erfährt.

Betrachten wir zunächst einen Fall genauer, bei dem nur eine Blase mit Fettkügelchen entwickelt ist, die ihre Lage neben dem Kern im Endoplasma hat. Zwei solche Zentralkapseln sind in Fig. *E* und *F* zur Darstellung gebracht. Besonders verweise ich auf die letztere Figur, der ein mit Eisessigsublimat fixiertes Exemplar zugrunde liegt. Hier befindet sich die Blase im oralen Teile der Zentralkapsel, etwas seitlich gelagert unfern der Hauptöffnung. Die

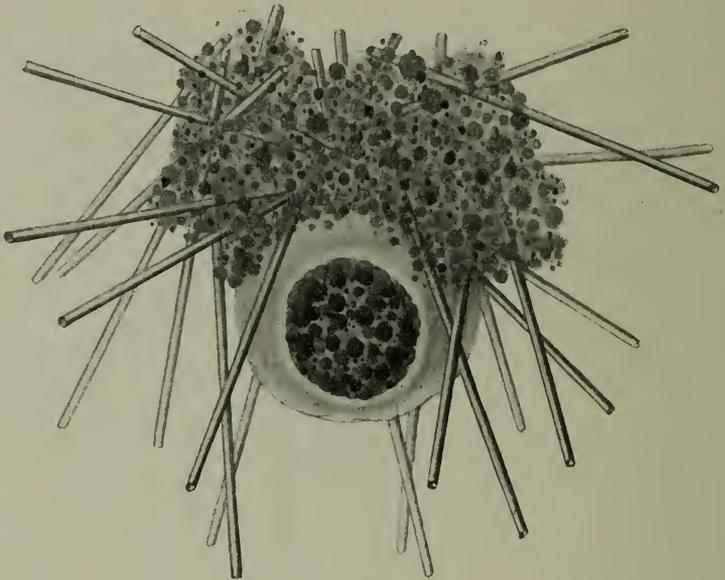


Fig. *B*.

Fettkügelchen sind gelöst, sodaß die Blase selbst ohne Einschlüsse erscheint. Der Kern der *Aulacantha* ist durch den Druck der Blase auf die Seite gedrängt und deformiert, er hat die Form eines einseitig eingebeulten Gummiballes angenommen.

Alle Einzelheiten treten deutlicher an Schnittbildern hervor, wie ein solches in Fig. *G* wiedergegeben ist. Die Blase mit den Fettkügelchen liegt im oberen Teile des Bildes. Wir sehen sie von einer dicken Membran nach außen zu abgeschlossen, die durch Farbstoffe kräftig tingiert wird. Bei dem lebenden Tiere ist offenbar der Hohlraum, soweit er nicht von den Fettkügelchen eingenommen wird, von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt. An Schnittpräparaten waren nicht einmal Gerinnselbildungen sichtbar. Was den Kern betrifft, so

zeigt er, abgesehen von der durch die Druckwirkung der Blase hervorgerufenen Gestaltsveränderung im übrigen noch deutlich den typischen Bau.

Ähnlich liegen die Dinge in dem Falle, den Fig. *H* zur Anschauung bringt, nur daß hier zwei auf entgegengesetzten Seiten des Kernes gelegene Blasen vorhanden sind. Die Folgen ihrer Anwesenheit machen sich an dem Kern in der starken Abflachung, bzw. Einbuchtung an den betreffenden Stellen bemerkbar, die auch hier auf den seitens der Blasen ausgeübten Druck zurückzuführen ist. Sonst ist sowohl am Kern wie auch an dem Endoplasma keine wesentlichere

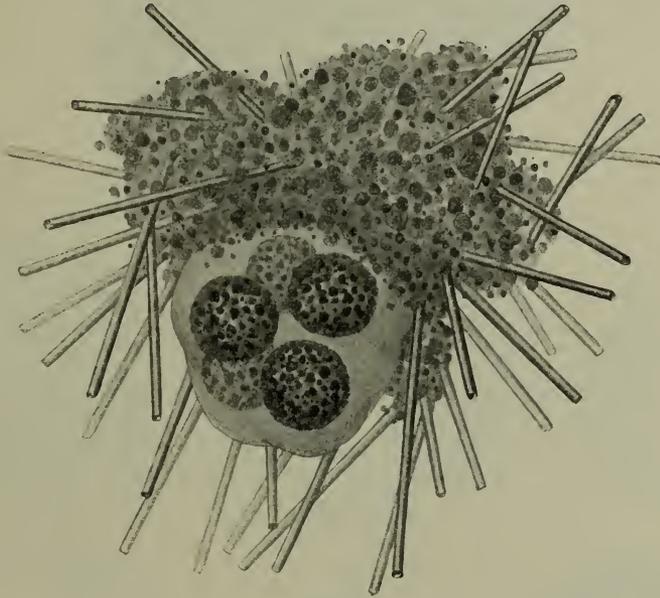


Fig. *C*.

Veränderung zu bemerken, nicht allein die Lamellenbildungen der Hauptöffnung erscheinen unverändert, auch die Parapylen, deren eine rechts unten in der Figur sichtbar ist, und die feineren Differenzierungen in der Umgebung des Bulbus zeigen noch ihr ursprüngliches Aussehen.

Wo die Blasenbildung im Endoplasma einen höheren Grad erreicht, sehen wir an den Bestandteilen der Zentralkapsel sich wesentliche Veränderungen vollziehen. Einen Fall dieser Art illustriert Fig. *I*. Der Kern ist in Zerfall geraten, an seiner Stelle finden wir eine große Vacuole mit spärlichen krümelig-faserigen Restteilen, zu denen sich hier und da noch ein dichteres und etwas stärker färbbares Chromatinkügelchen gesellt. Auch das Endoplasma

zeigt sich stark in Mitleidenschaft gezogen. Es ist aufgelockert und zu einer fast körnig erscheinenden Masse umgewandelt. Von den Differenzierungen an den Kapselöffnungen sind jetzt nur noch geringe Spuren nachweisbar.

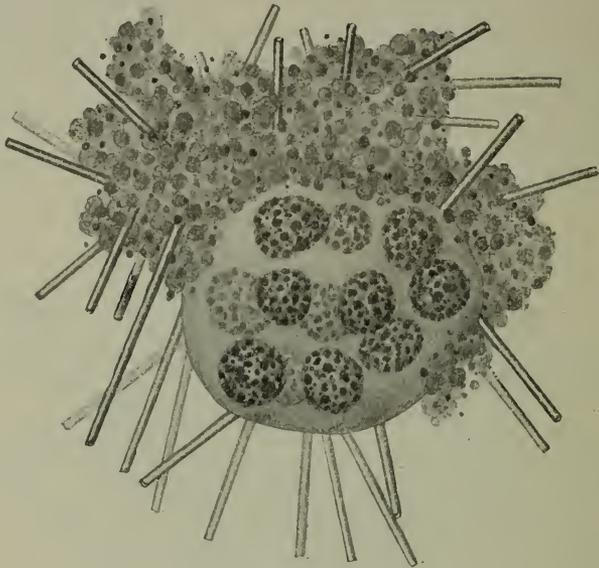


Fig. D.

Die weiteren Veränderungen führen nun dazu, daß die letzten Überbleibsel des zugrunde gehenden Kernes bald vollständig ver-

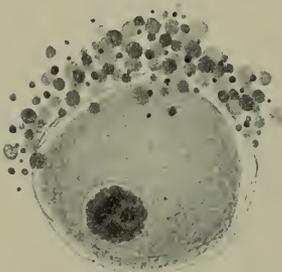


Fig. E.



Fig. F.

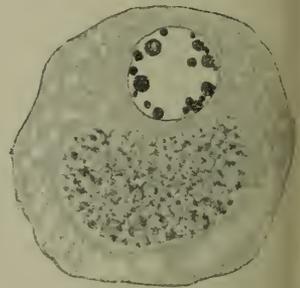
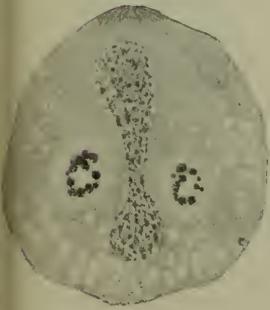
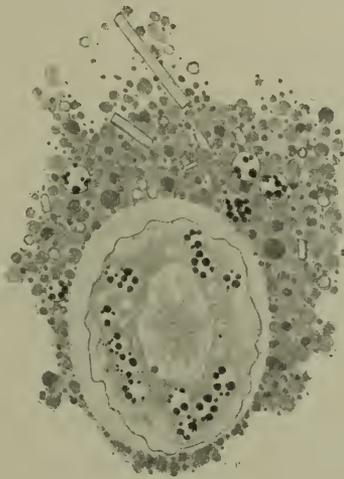
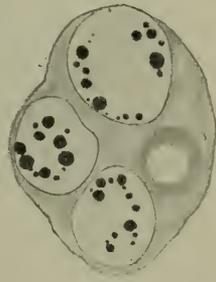


Fig. G.

schwinden und ebenso gerät auch das die Blasen umgebende Protoplasma mehr und mehr in Auflösung, so daß schließlich nur noch die Membran der Zentralkapsel ein Auseinanderfallen der Teile verhindert. Einen Schnitt durch eine solche Zentralkapsel gibt Fig. K wieder.

Fassen wir nun diejenigen Fälle etwas näher ins Auge, bei denen eine Blase mit Fettkügelchen an Stelle des Kernes selbst auftritt (vgl. Totalbild Fig. *B*), so gewahren wir hier gewisse Besonderheiten im Bau der Blase. Bei der Betrachtung eines Schnittes, wie ein solcher in Fig. *L* dargestellt ist, fällt zunächst das Vorhandensein einer doppelten Hüllmembran auf, die die Blase gegen die umgebenden Endoplasmamassen abschließt. Offenbar haben wir es bei der inneren feineren Schicht mit der Kernmembran zu tun, während die derbere äußere Hülle eine Bildung des Endoplasmas ist und der Membran der vorerwähnten Blasen entspricht. Es kommt weiter aber noch hinzu, daß der Hohlraum der Blase außer den Fettkügelchen auch noch eine geringe Menge protoplasmatischer Substanz

Fig. *H*.Fig. *I*.Fig. *K*.

umschließt, die sich einseitig der Wandung angelagert findet und in die ich stets ein kleines stärker färbbares, aus Resten der chromatischen Kernbestandteile gebildetes Kügelchen eingelagert fand. Diese Dinge sind aus dem Schnittbild Fig. *M* ersichtlich, wo allerdings die infolge der Vorbehandlung in Auflösung geratenen Fettkügelchen fehlen. Die Figur läßt gleichzeitig aber auch den weiteren Verlauf der Veränderungen erkennen, die sich an der Zentralkapsel vollziehen. Das Endoplasma, das in Fig. *L* bereits deutliche Anzeichen des Zerfalls, starke Auflockerung und ein körniges Aussehen aufweist, hat sich auf dem späteren Zustand der Fig. *M* zu einer dünnen unregelmäßigen Schicht reduziert. Auch die derbe Membran der Zentralkapsel ist verschwunden und statt ihrer bedeckt ein äußerst feines Häutchen die Protoplasmaschicht an ihrer Oberfläche.

Endlich kommt es sogar zu einem vollständigen Schwund der Endoplasmamassen, so daß wir jetzt die doppelwandige Blase mit ihren Fettkügelchen und den erwähnten Kernresten im Innern frei im Skeletthohlraum der *Aulacantha* liegen finden. Diesen Entwicklungszustand der Blase führt uns die Totalabbildung Fig. N vor Augen.

Allein, nicht nur Endoplasma und Kern werden von Veränderungen der geschilderten Art betroffen, es vollziehen sich unter Umständen auch ganz ähnliche Umwandlungen am Ectoplasma, indem auch in diesem Teile des Körpers Blasen mit Fettkügelchen auftreten können.

Einen Fall dieser Art illustriert Fig. I, bei der man innerhalb der Phäodiummassen fünf mit Fettkügelchen erfüllte Blasen bemerkt.

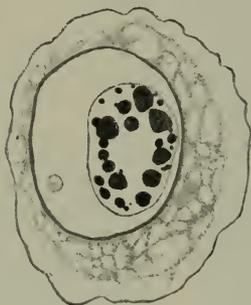


Fig. L.



Fig. M.



Fig. N.

Dabei ist jedoch zu erwähnen, daß das Auftreten dieser Gebilde im Ectoplasma nicht etwa einen besonders weit vorgeschrittenen Zustand im Prozeß der Blasenbildung bezeichnet, vielmehr fand ich solche Differenzierungen im Ectoplasma gelegentlich auch dort, wo der Inhalt der Zentralkapsel erst geringe Grade der Veränderung aufwies.

Es fragt sich nun vor allen Dingen, welche Deutung diese Zustände zu erfahren haben mögen. Zunächst läge der Gedanke wohl nicht ganz fern — wenigstens, wenn man die Umwandlungen des Kernes allein in Betracht zieht — daß es sich um Vorgänge handelt, die in irgend einer Beziehung zur Fortpflanzung, beziehungsweise zur Ausbreitung der Art, stehen. Man könnte annehmen, daß der Kernrest einen funktionsfähig bleibenden Nukleus darstelle und die Fettkügelchen einen Schwebapparat oder Reservestoffe für die späterhin entstehenden Schwärmer bilden.

Diese Annahme kann jedoch ernstlich kaum in Frage kommen, sobald wir auch die am Endoplasma und ebenso am Ectoplasma

sich abspielenden ganz ähnlichen Prozesse ins Auge fassen, die im ersteren Falle zu einem völligen Untergang des Kernes führen. So bleibt uns bei Betrachtung der Gesamtheit der Erscheinungen wohl nur die Erklärung, daß die geschilderten Veränderungen des Aulacanthens-Körpers als degenerative Prozesse, als Vorgänge fettiger Entartung zu deuten sind.

Wenn nun auch die fettige Degeneration des Zellplasmas eine wohlbekannte Erscheinung ist, die unter den verschiedenartigsten Umständen auftritt, so bietet dieser Vorgang in unserm Falle doch gewisse bemerkenswerte Besonderheiten dar. Im Gegensatz zu der Regel nämlich, daß das Fett in Form minimaler Körnchen erscheint und nur selten zusammenfließende größere Tropfen zur Beobachtung gelangen, traf ich bei *Aulacantha* nur ein einziges Mal jene feine, mehr staubartige Verteilung an.

Vor allen Dingen aber fällt die Zusammenlagerung der Fettkügelchen in Nestern auf, die sich mit einer derben Membran umgeben. So bietet sich uns ein von einem diffusen Entartungsvorgange verschiedenes Bild, indem wir einzelne Degenerationsherde entstehen sehen, die zur Entwicklung cystenartiger Gebilde Veranlassung geben. Der Kern wird dabei nur sekundär in Mitleidenschaft gezogen; er geht schließlich zugrunde durch die Schädigungen, die die protoplasmatischen Teile der Zelle erfahren.

Was nun die primäre Degeneration des Kernes betrifft, so sind Erscheinungen solcher Art an und für sich nichts neues; so kann — um nur ein paar Fälle zu erwähnen — die Vernichtung des Kernes mit der Entstehung von Kristalloiden im Zusammenhange stehen, oder es kann ein Chromatinschwund in Verbindung mit Glykogenbildung zu beobachten sein. Besonders auch aus der Reihe der Protozoen wären zahlreiche Fälle der Kerndegeneration anzuführen. Ich erinnere hier beispielsweise an die Beobachtungen R. HERTWIGS über physiologische Kerndegeneration unter Riesenkernebildung bei *Actinosphaerium*.

Als Bestandteil des Kernes, bzw. als Umwandlungsprodukt seiner Substanzen, nannte ich eben schon das Glykogen; auch über das Vorkommen von Fett im Zellkern liegen Notizen vor. Ich habe die darauf bezüglichen Angaben CARNOYS bisher nicht nachprüfen können; hinsichtlich der von HAECKER aus dem Tripyleenkern beschriebenen »Fetträubchen« glaube ich jedoch angeben zu können, daß es sich hierbei nicht um Fett, sondern um die von mir als »Paranukleinkügelchen« angesprochenen Gebilde handelt.

Bei degenerativen Prozessen sehen wir dann auch weiter Pigment aus den Substanzen des Kernes hervorgehen. Eine fettige

Entartung des Kernes, bei der, wie bei *Aulacantha*, von geringen Spuren abgesehen, das ganze Kernmaterial in Fett umgewandelt wird, ist jedoch, soviel ich weiß, bis heute sonst nicht beobachtet worden.

Aber auch insofern noch sind die bei *Aulacantha* zu beobachtenden Erscheinungen der Degeneration von Interesse, als wir hier das Verhalten einer kernlosen Zelle beobachten können, die nicht etwa durch äußere Eingriffe ihres Kernes beraubt worden ist, sondern die, im übrigen unverletzt, durch innere Vorgänge diesen wichtigen Bestandteil verloren hat. Augenscheinlich vermag die Zelle auch nach Untergang des Kernes sich noch längere Zeit am Leben zu erhalten. Das ist daraus zu schließen, daß selbst bei kernlos gewordenen Individuen die lose zusammengefügt und bei dem Tod des Tieres leicht auseinanderfallenden Skelettstücke die äußere Form der *Aulacantha* noch gut bewahrt zeigten konnten.

Schließlich wäre noch die Frage zu erörtern, auf welche Ursachen die in Rede stehenden Degenerationserscheinungen zurückzuführen sein mögen. Hier sind zur Zeit allerdings nur Vermutungen möglich. Ich halte es für am wahrscheinlichsten, daß das Eintreten der geschilderten Veränderungen auf innere Ursachen zurückzuführen ist und daß diese in den Vorgängen der Fortpflanzung zu suchen sind, vielleicht in dem Versagen der regulatorischen Prozesse, mit deren Bestehen ich mich in meinen »Untersuchungen über die Fortpflanzung der triplyleen Radiolarien, Teil II« näher beschäftigte. Vorausgesetzt, daß diese Annahme zutrifft, würden hier demnach Erscheinungen vorliegen, in denen die Folgen gewisser Störungen des inneren Gleichgewichtes, einer ungünstigen Gestaltung des Verhältnisses der einzelnen Körpersubstanzen zu einander, zum Ausdruck kommen.

Diskussion.

Herr WOLTERECK

fragt an, ob die Kernsubstanz restlos bei dem Auftreten der Fettkugeln zugrunde geht. Für den Fall nämlich, daß eine spätere Regeneration des Kernapparates und damit ein Weiterleben der Radiolarien nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, könnte die beschriebene Erscheinung auch ökologisch von großer Bedeutung sein. Die Fettkugeln (deren gleichmäßige Ausbildung und regelmäßige Anordnung in einigen Präparaten des Herrn Vortragenden ins Auge fällt) würden dazu dienen, die Radiolarien aus tieferen Wasserschichten in mehr oberflächliche hinaufzutragen, ähnlich wie die Fetttropfen im Entoderm von Siphonophorenlarven (*Velella*) nachweislich dazu dienen, ein passives Hinaufwandern aus der Tiefsee an

die Oberfläche zu bewirken. — Periodische, mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehende Vertikalwanderungen sind ja auch bei Radiolarien durch BRANDT u. a. bekannt geworden.

Herr BORGERT:

Die Möglichkeit, daß es sich bei der Entstehung der Fettkügelchen um die Bildung von Reservestoffen oder auch eines hydrostatischen Apparates handle, habe ich in meiner ausführlicheren Mitteilung im Archiv für Protistenkunde ebenfalls berührt. Ich glaube aber doch nicht eine spätere Regeneration des Kernes annehmen zu sollen. In denjenigen Fällen, wo die Blasen mit Fettkugeln im Endoplasma entstehen, geht der Kern restlos zugrunde; vor allen Dingen enthalten auch die Blasen dann keinerlei Kernbestandteile.

Allerdings könnte noch die Frage aufgeworfen werden, ob die im Endoplasma, und ebenso im Ectoplasma sich bildenden Fettkügelchen vielleicht als Umwandlungsprodukt aus dem Kern ausgetretenen Chromatins, dessen Auswanderung zum Untergange des Kernes führt, anzusehen seien. Demgegenüber ist zu bemerken, daß lokalisierte, färbbare Massen irgend einer besonderen Substanz, aus der das Fett entstanden sein könnte, im Ectoplasma gar nicht, und im Endoplasma nur ein einziges mal beobachtet wurden. Ein solches Bild findet sich in meiner ausführlicheren Schilderung der Befunde (Taf. I, Fig. 15) dargestellt. Gerade in diesem Falle aber boten sich in der feinen staubartigen Verteilung der minimalen Fettkörnchen besondere Verhältnisse dar.

Ich möchte nicht annehmen, daß den sonst allgemein so ähnlichen Erscheinungen eine ganz verschiedene Bedeutung zukäme, je nachdem, ob sie sich am Endoplasma, am Ectoplasma oder am Kern abspielen.

Herr GOLDSCHMIDT

weist auf vergleichbare Befunde bei Geschlechtszellen von Metazoen hin.

Im Anschluß an die Vorträge wurden noch Demonstrationen gehalten:

Herr GOLDSCHMIDT (München): Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden als Erläuterung zu dem gehaltenen Vortrag.

Herr STEINMANN (Basel): Künstliche Doppelbildungen an Planarien.

Herr BORGERT (Bonn): Fettige Degeneration bei Radiolarien.

Herr C. RICHTERS (Marburg):

Zur Organogenese bei der Regeneration von *Linckia*.

Zur Demonstration gelangte eine größere Anzahl abgeschnürter Arme in den verschiedenen Stadien ihrer Regeneration, beginnend mit dem noch unverheilten, erst frisch abgeworfenen Arm, abschließend mit der typischen Kometenform. Als Ergänzung waren zwei Tafeln mit mikrographischen Aufnahmen von Armen gleicher Stadien aufgelegt. Weiter war ein einzelner Seestern aufgestellt, der neben einem normalen Arm vier Arme zeigte, von denen Stücke abgeschnürt waren. Bemerkenswert war an diesem Exemplar, daß an einem der Arme, der schon abgeschnürt hatte, ein deutlicher Ansatz zu einer zweiten Abschnürung vorhanden war. Neben diesen makroskopischen Präparaten lagen noch zwei Exemplare von *Linckia* auf, die das Vorhandensein von zwei Aftern zeigen sollten. Bei beiden Exemplaren traten die Afteröffnungen schon durch ihre hellere Färbung hervor. Bei dem einen Tier lagen die Madreporenplatten und die After normal und zwar interradianal und zu Seiten des ursprünglichen, nicht regenerierten Armes. Das andre Exemplar zeigte eine anormale Lagerung der Madreporenplatten, die auf dem Rücken des ursprünglichen Armes dicht aneinandergerückt gelagert waren. Die mikroskopischen Präparate zeigten sowohl die paarige Anordnung der After, als auch das paarige Auftreten von Madreporenplatten und Steinkanal. Ein weiteres Präparat zeigte, daß die Anlage des Steinkanals an einem regenerierten Arm nicht seitwärts, sondern an dem oberen Ende der Abbruchstelle, stattgefunden hatte. Das Vorhandensein zweier Steinkanäle an einem regenerierten Arm vor Anlage der After wurde durch ein weiteres Präparat erläutert.

Herr H. LEYPOLDT (Marburg):

Transplantationsversuche an Lumbriciden.

A. Hauttransplantation an Lumbriciden.

Es wurden zunächst einige konservierte Tiere demonstriert, an denen Transplantationsversuche mit Stücken des Hautmuskelschlauches gemacht worden waren. Die übertragenen Stücke sind unverändert geblieben.

1. Homoplastische Transplantation eines Hautstückes vom Schwanz von *Lumbricus herculeus* auf das Kopfstück (5.—8. Körperring) von *Lumbricus herculeus*.

Alter: 14 Monate 15 Tage,

Größe des übertragenen Stückes

Länge: 7 mm, Breite 4 mm.

2. Homoplastische Übertragung eines Hautstückes vom Schwanze von *Allolobophora terrestris* auf das Kopfstück (8.—10. Segment) von *Allolobophora terrestris*.

Alter: 10 Monate 7 Tage

Größe:

Länge: 4 mm, Breite 2 mm.

3. Übertragung (heteroplastische) eines Hautstückes vom Schwanze von *Lumbricus herculeus* auf das Kopfstück (7.—9. Segment) von *Allolobophora terrestris*.

Alter: 11 Monate 13 Tage,

Länge: 4 mm, Breite 3 mm.

4. Demonstration von zwei homoplastischen Transplantationen von *Allolobophora terrestris* auf *Allolobophora terrestris*. Die übertragenen Stücke waren um 90° in der Horizontalebene gedreht worden, so daß die Segmentgrenzen der übertragenen Stücke senkrecht wider die Segmentgrenzen der Unterlage stießen. Dabei waren Regulationen der Segmentgrenzen der transplantierten Stücke eingetreten, die später noch genauer beschrieben werden sollen:

1. Tier. Alter: 10 Tage 10 Monate,
Länge: 4 mm, Breite 4 mm.
2. Tier. Alter: 10 Monate 10 Tage,
Länge: 3 mm, Breite 4 mm.

Ferner wurden Schnitte durch ein Versuchstier gezeigt, an dem folgendes Experiment vorgenommen worden war: In die Körperregion des noch nicht entwickelten Clitellums von *Lumbricus herculeus* wurde ein Stück von *Lumbricus rubellus* übertragen. Während das Clitellum sich allmählich entwickelte, blieb das übertragene Stück unverändert. Die Schnitte beweisen das vollkommen.

Alter: 9 Monate 1 Tag.

Demonstration von Schnitten durch folgendes Versuchstier: Auf eine Wunde in den Segmenten 21—24 von *Lumbricus herculeus* war ein Stück des noch nicht entwickelten Clitellums von *Lumbricus herculeus* übertragen worden. Während das Tier heranwuchs, entwickelte sich das übertragene Stück zu einem typischen Clitellum. Die Schnitte zeigen, daß hier wirklich das transplantierte Stück sich zu einem typischen Clitellum umgewandelt hat, und daß es sich scharf gegen das umgebende Gewebe absetzt.

Alter: 8 Monate 16 Tage.

B. Kopfgeneration nach Transplantation bei Lumbriciden.

1. Demonstration von Schnitten durch zwei Köpfe, die nach Transplantation eines kleinen, aus vier Segmenten bestehenden

Stückchens in umgekehrter Richtung am aboralen Pol des übertragenen Stückes entstanden waren (Versuche RUTTLOFFS).

2. Demonstration von Schnitten durch drei Köpfe, die nach Aufpflanzung von kleinen Körperstücken aus dem ersten Wurmdritteln in normaler Richtung auf ein nur weniger Kopfsegmente beraubtes Tier, anstelle eines heteromorphen Schwanzes regeneriert worden waren.

Der Herr Vorsitzende schloß die Versammlung mit einem Dank an die Frankfurter Herren für die gewährte liebenswürdige Gastfreundschaft.

Das gemeinsame Mittagessen und der Ausflug nach der Saalburg bildeten den Abschluß der ausgezeichnet besuchten und sehr anregend verlaufenen Versammlung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Fünfte Sitzung 267-348](#)