

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste	3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung	4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen	6
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Rechnungsrevisoren . .	15
Referat des Herrn Prof. Lohmann: Die Probleme der modernen Plankton- forschung	16
Vortrag des Herrn Dr. Teichmann: Zur Biologie der Trypanosomen .	109
Vortrag des Herrn Prof. Simroth: Über die Entstehung der Tunicaten	116
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Zur Analysis des Spiraltypus der Anne- lidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf	150
Diskussion: Herr Prof. Brandes	163
Vortrag des Herrn Dr. Schellack: Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra	163
Vortrag des Herrn Prof. Gebhardt: Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegang'schen Niederschläge in Kolloiden'	179
Bericht des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. F. E. Schulze	205
Bericht des Delegierten der Deutsch. Zool. Ges. Herrn Prof. Kraepelin über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911	209
Wahl des nächsten Versammlungsortes	211
Antrag des Bundes für Schulreform	211
Antrag des Herrn Prof. Braun, betr. Unterstützung des Nomenclator und Bericht des Schriftführers über die finanzielle Lage der Gesellschaft	211
Beratung über das Prioritätsgesetz	214
Vortrag des Herrn Dr. Hempelmann: Das Problem der denkenden Pferde des Herrn Krall in Elberfeld	228
Diskussion: Herr Prof. Ziegler, Prof. zur Strassen, Dr. P. Sarasin, Dr. Thesing, Prof. Pütter	234
Vortrag des Herrn Prof. Heider: Über Organverlagerungen bei der Echi- nodermen-Metamorphose	239
Vortrag des Herrn Dr. Baltzer: Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia	252
Diskussion: Herr Prof. Spengel	259
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik der Tiere	261
Diskussion: Herr Prof. Ziegler und Prof. Spengel	272

	Seite
Vortrag des Herrn Dr. Steche: Beobachtungen über die Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven	272
Diskussion: die Herren Prof. Goldschmidt, Dr. Pringsheim, Dr. Steche, Dr. Schulze und Dr. Steche	280
Vortrag des Herrn Dr. Hanitzsch: Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen	281
Vortrag des Herrn Prof. Hartmann: Blastosporidium schooi, ein neues Menschenpathogenes Protozoon (nur Titel)	309
Demonstration der Herren Prof. Spengel, Dr. Baltzer, Prof. Roux, Prof. Heidor, Prof. Schuberg und Prof. F. E. Schulze	309
Bericht der Rechnungsrevisoren	309
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik der Tiere	309
Vortrag des Herrn Prof. Häcker: Untersuchungen über Elementareigenschaften	317
Diskussion: Herr Prof. Goldschmidt	319
Vortrag von Frau Dr. F. Moser: Die Hauptglocken, Spezialschwimglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung	320
Vortrag des Herrn Prof. Klunzinger: Über einige Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben des Roten Meeres	333
Vortrag des Herrn Dr. Erhard: Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei <i>Helix pomatia</i> nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen	344
Vortrag des Herrn Dr. Huth: Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollellae (nur Titel)	349
Vortrag des Herrn Prof. Jaekel: Bericht über die Dinosaurierfunde bei Halberstadt (nur Titel)	349
Vortrag des Herrn Prof. Scupin: Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer	350
Diskussion: Herr Prof. Jaekel	367
Vortrag des Herrn Dr. Mortensen: Über eine sessile Ctenophore	367
Diskussion: Frau Dr. Moser und Herr Dr. Mortensen	372
Demonstrationen der Herren Prof. Häcker, Dr. Huth, Prof. Hartmann, Prof. Gebhardt, Dr. Erhard, Prof. Goldschmidt	372
Schluß der Versammlung	372
Statuten der Gesellschaft	373
Mitgliederverzeichnis	377

15. SIMROTH, Über einige von Herrn Professor W. MAY auf der Kanareninsel Gomera gesammelte Nacktschnecken, ein Beitrag zur Geschichte der Kanaren. *Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges.* 1912.
16. MAY, W., Gomera, die Waldinsel der Kanaren. *Reisetagebuch eines Zoologen. Verhandlungen naturw. Ver. Karlsruhe.* XXIV, 1912.
17. SEMPER, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.

Zweite Sitzung.

Dienstag, den 28. Mai, 3—5 Uhr.

Vorträge.

Herr Dr. JULIUS SCHAXEL (Jena):

Zur Analysis des Spiraltypus der Annelidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf.

Die klassischen Untersuchungen von WILSON über die Entwicklung von *Nereis* und von EISIG über die von *Capitella* haben gelehrt, daß die Furchung der polychäten Anneliden eine ausgesprochen determinative ist, d. h. daß die Teilungen des Eies in bestimmter Weise mit großer Präzision aufeinander folgen. Die Arbeiten von MEAD, CHILD, TREADWELL und anderen zeigen, daß unter den verschiedensten Formen eine weitgehende Übereinstimmung in der frühen Entwicklung hinsichtlich der Blastomerenfolge herrscht. Erst auf späteren Stadien treten Unterschiede zutage, die mit der Verkürzung von Larvenstadien im Zusammenhang stehen mögen.

Den Teilungsmodus der Annelidenfurchung pflegt man bekanntlich als Spiraltypus zu bezeichnen. Seine Eigentümlichkeiten treten äußerlich zum erstenmal beim Übergang des 4- in das 8-Stadium deutlich zutage. Es kommt dabei der obere Zellenkranz nicht senkrecht über den unteren zu liegen, sondern die schiefe Sonderungsrichtung bringt es mit sich, daß die oberen Zellen über die Grenzen der unteren abgelagert werden. Da die seitliche Verschiebung im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, so spricht man von einem rechtswendigen oder dextiotropen Teilungsschritt. Der nächste Teilungsschritt geht in der entgegengesetzten Richtung vor sich. Er ist linkswendig oder laetotrop. Die sich anschließenden Teilungen zeigen, sofern noch eine zeitliche Übereinstimmung besteht, das weitere Abwechseln dextiotroper und laetotroper Zelltrennungen. Man beschreibt daher die Erscheinung durch die Alternanzregel, die das regelmäßige Abwechseln dextiotroper und laetotroper Teilungen zum

Ausdruck bringt, und ergänzt sie durch die Perpendikularitätsregel, die besagt, daß die Spindel bei jeder Teilung senkrecht zu der Richtung steht, die die Spindel der vorhergegangenen Teilung einhielt. Diese Regeln erläutern nur ein ideales Schema, das die Eigentümlichkeiten der beobachteten Vorgänge unberücksichtigt läßt. Eine tiefere Einsicht in die Wirkungsweisen der Spiralfurchung geben sie nicht.

Im Rahmen von Untersuchungen über die Intrazellularprozesse bei der Formbildung der Metazoen¹⁾ zog ich auch die Geschlechtszellenbildung und Entwicklung der polychäten Annelide *Aricia foetida* CLAP. in den Kreis meiner Betrachtungen. Dabei ergab sich einiges über die Spiralfurchung, worauf ich im folgenden eingehen will. Die Beschränkung auf eine Entwicklungsphase eines einzigen Objekts macht es zur Pflicht, sich in den Schlüssen vom Beobachteten nicht zu weit zu entfernen. Ich verzichte daher hier auf eine Besprechung dessen, was anderweitig über unserem naheliegende Gegenstände in Übereinstimmung oder Widerspruch geäußert wurde. Es kommt nur darauf an, den komplexen Vorgang der Spiralfurchung als Kombination einfacherer, wenn auch bei weitem nicht einfachster Wirkungsweisen verständlich zu machen.

Wir beginnen mit der Eibildung, gehen aber nur auf solche Vorgänge näher ein, die sich auf die folgenden Entwicklungsprozesse, namentlich auf die Furchung beziehen. In der jungen Oocyte wird nach Abschluß der intrachromatischen Prozesse, die wir wie die zahlenmäßigen Chromosomenfragen überhaupt außer Betracht lassen, Chromatin angereichert. Daraufhin erfolgt eine Chromatinemission in den aus morphologisch einfachem Plasma bestehenden Zelleib. Die Dotterbildung setzt alsbald ein. Sie geht im ganzen Zelleib vor sich, der sich stark ausdehnt und von dessen Chromatin eine dem Dotter proportionale Menge erschöpft wird, während der Rest als intervitteline Verdichtungen erhalten bleibt. Für unsere Betrachtung von Wichtigkeit ist die differente Größe der einzelnen Dotterstücke und die Verteilung des Dotters im Zelleib. Indem der Dotter an seiner Bildungsstätte verbleibt, hat

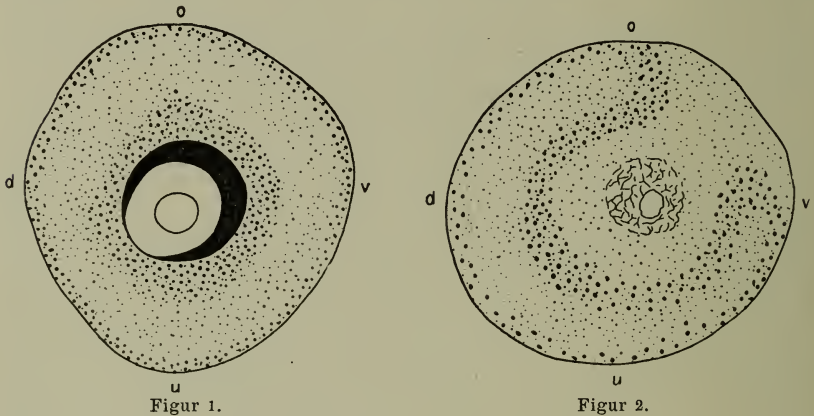
¹⁾ In meinem Versuch einer cytologischen Analysis der Entwicklungsvorgänge (Erster Teil: Die Geschlechtszellenbildung und die normale Entwicklung von *Aricia foetida* CLAP. in Zool. Jahrb., Bd. 34, Abt. f. Anat. 1912) wird auch auf das hier Dargelegte an der Hand zahlreicher Abbildungen ausführlich eingegangen. Beim Vortrag demonstrierte ich Lichtbilder; während hier nur schematisch vereinfachte Figuren geboten werden können. Der Bericht über die experimentellen Eingriffe in den Furchungsverlauf wird als zweiter Teil der Analysis in den Zool. Jahrb. erscheinen.

er bei erreichter Vorreife (also vor Auflösung des Keimbläschens) folgende konzentrische Schichtung um den Kern:

dichter grober Dotter,
 lockerer feiner Dotter,
 lockerer grober Dotter,
 dotterfreie Oberflächenschicht.

Die noch im Mutterleib befindliche Oocyte hat eine von den Druckverhältnissen der Umgebung bedingte Gestalt. Ihr Zelleibinhalt weist aber, wie gesagt, eine in allen Radien gleichartige Schichtung auf.

Die Vorgänge im Kern, der nach der Emission keine als Substanzabgabe morphologisch nachweisbaren Beziehungen zum Zelleib zeigt, übergehen wir, bis sich mit Einsetzen der Chromosomenrekonstruktion folgende auffällige Erscheinung bemerkbar macht. Es verdichtet sich ein Teil des Kerninhalts in einer einseitigen Randschicht, die um den übrigen Kern eine Kalotte bildet. Bei maximaler Ausdehnung nimmt diese Außenschicht in ihrer



Hauptmasse den dem Nucleolus opponierten Kernteil ein, während ihre Ausläufer fast unter der ganzen Kernoberfläche sich ausdehnen. Mit dieser asymmetrischen Bildung wird eine Polarität von dauernder Bedeutung sichtbar, die zunächst auf den Kern beschränkt ist, da der Zelleib ja inzwischen die geschilderte, in allen Radien gleiche Schichtung erreicht hat (Fig. 1).

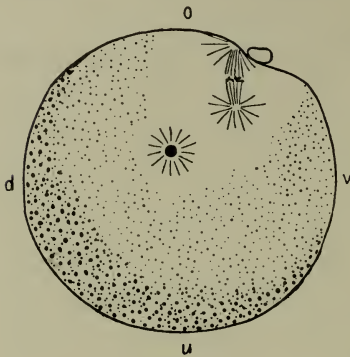
An der breitesten Stelle der Kernaußenschicht sondert sich ein Plasma von faserigem Bau. Die Kernmembran verschwindet und die Außenschicht verliert mehr und mehr an Masse. Mit dem alsbald abströmenden Kernsaft kommt Bewegung in den ganzen Zelleib. Zunächst wird der kernnahe, dichte grobe Dotter im

Bereich der ersten Membranauflösungsstelle gelockert und nach der entgegengesetzten Seite abgeschoben. Fig. 2 stellt eine Phase dieses Vorgangs im Schnittbild dar. Mit der Auflösung der ganzen Kernmembran weichen die Zelleibeinlagerungen allseitig in radiärer Richtung zurück und erfahren infolge Freiwerdens des bisher vom Kern eingenommenen Zellteils eine weniger dichte Lagerung. Diese Vorgänge finden unmittelbar nach der künstlichen Entnahme vorreifer Eier aus dem Muttertier oder während der natürlichen Ablage statt. Gleichzeitig erfolgt die Abkuglung der Zelle. In demjenigen Zellteil, in dem die Membranauflösung begonnen hat (der also zuerst durch die Kernaußenschicht gekennzeichnet ist), erscheint die Teilungsspindel zur Abgabe des ersten Richtungskörpers, nähert sich unter Verkürzung der Kernoberfläche und verharret auf dem Stadium der Anaphase bis zur Besamung oder Einleitung der Zwangspartenogenese.

Bevor wir mit der Betrachtung der Entwicklungsvorgänge beginnen, ist es unerlässlich, für das Ei und die Furchungsstadien eine bestimmte Orientierung festzulegen. Wir nehmen sie nach der Trochophora und dem Wurmkörper vor. Vom Scheitel der Trochophora zu ihrem After verläuft die Längsachse, die mit der des Wurmkörpers zusammenfällt. Wir bezeichnen weiterhin das Scheitelfeld kurz mit oben (*o*), das Afterfeld mit unten (*u*). Die Mundseite der Trochophora nennen wir die ventrale (*v*), die Gegenseite die dorsale (*d*). Die Flanken ergeben sich dann von selbst als rechte (*r*) und linke (*l*). Legen wir durch die idealen Mittelpunkte der genannten Felder die entsprechenden Achsen und durch diese Ebenen, so wird die gleich dem Ei kugelig gedachte Trochophora in acht Stücke zerlegt. Jeder solche Oktant ist dann mit drei Buchstaben sicher zu kennzeichnen, z. B. mit *ovr* der obere ventrale auf der rechten Seite. Die Indices an den Figuren beziehen sich auf diese Orientierung. Wenn wir nun in diesem Schema die vorreife Oocyte nach Bildung der Kernaußenschicht so einordnen, daß deren Hauptmasse in den *ovr*-Oktanten zu liegen kommt, also auch in diesem die Richtungkörperbildung eingeleitet wird, so brauchen wir nur der Entwicklung ihren Lauf zu lassen, um schließlich die Larvenbestandteile an der ihnen im Schema entsprechenden Stelle zu finden.

Bei der normalen Befruchtung dringt ein Spermatozoon in die obere dorsale Partie der Oocyte ein. Ihr bisher in der Anaphase verharrender Teilungskern vollzieht nun rasch die Bildung des ersten Richtungskörpers. Der zweite Richtungskörper wird dorsal-

wärts von dem ersten abgegeben (Fig. 3). Von dem Spermatozoon gelangt nur Kern und Mittelstück ins Eiinnere. Vom plasmatischen Mittelstück des Spermiums nimmt die Umbildung des Ooplasmas

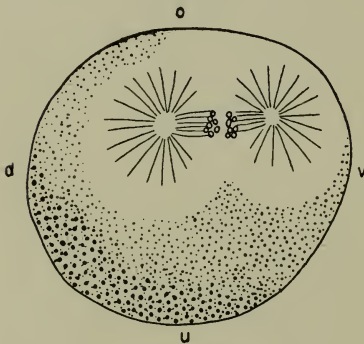


Figur 3.

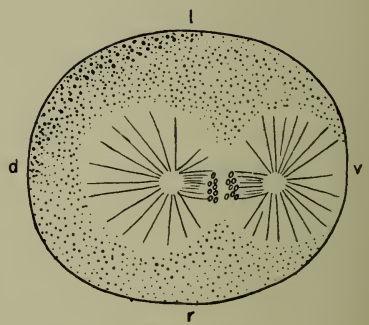
zur Teilungsstruktur ihren Ausgang, während die beiden Vorkerne sich aneinander lagern, um gemeinsam doch ohne Chromosomenmischung die erste Furchungsteilung einzugehen.

Es ist von großer Wichtigkeit, die Inhaltsanordnung der Substanzen in der furchungsbereiten Eizelle genau festzustellen. Die Substanzumlagerungen beim Abschluß der Eireifung sahen wir dahin führen, daß die zum Furchungskern vereinigten Vorkerne in einem dotter-

armen Bezirk im oberen ventralen Oktanten der rechten Seite (*ovr*) sich befinden. Diese Plasmamasse hat die Gestalt eines Ellipsoids mit der längeren Achse in der Richtung *dv*. Der dichte grobe, ursprünglich kernnahe Dotter ist dagegen in den Gegenoktanten (*udl*) zuliegen gekommen. An drei Schnittbildern läßt sich die eigentümliche Lage der Zellpartie, von der die Teilungsprozesse ihren Ausgang nehmen, deutlich demonstrieren.



Figur 4.

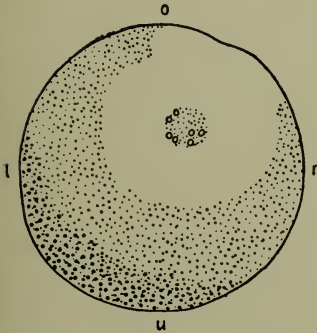


Figur 5.

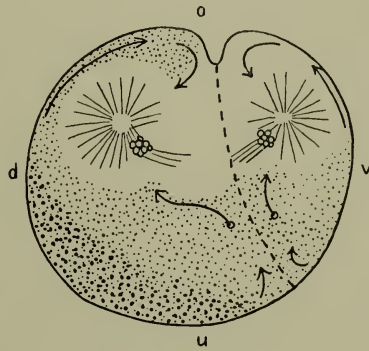
Wir schneiden sagittal (Fig. 4) und transversal (Fig. 5) durch die Pole der anaphasischen Spindel und frontal (Fig. 6) durch die Äquatorialplatte derselben Spindel. Eine Betrachtung dieser Schnittbilder lehrt die dreifache Exzentrizität des Teilungsbezirks (in der Richtung *dv* nach *v*, in der Richtung *rl* nach *r*, in der Richtung

ou nach *o* verlagert), seine Ausdehnung in der Richtung *dv* und das Verhalten der übrigen Zellgebiete: ventral rechts oben schickt sich der Kern in der dotterarmen Plasmamasse zur Teilung an, während der dichte grobe Dotter im diametral entgegengesetzten Zellteil unbewegt verharret.

In der Telophase der Kernteilung rücken die Sphären samt den Chromosomen auseinander, CD in dorsaler, AB in ventraler Richtung und beide nach oben. Die Betrachtung des Zellinnern lehrt, daß Substanzumlagerungen dabei vor sich gehen, die für uns durch den Transport der Plasmaeinlagerungen, namentlich des Dotters, sichtbar werden. Um die im *ovr*-Oktanten sich einsenkende Furche findet in dem dotterfreien Plasmamantel ein allseitiges Zuströmen,



Figur 6.



Figur 7.

etwas tiefer (eben mit dem Einsinken der Furche) ein Zurückweichen der Massen gegen die Sphären statt. Mit dem Fortschreiten der Teilung kommen die zuführenden Ströme mehr aus dem Zellinnern, um in derselben Weise gegen die Sphären zurückzuweichen. Bei der Ausdehnung der Ringfurche um den ganzen Zellumfang wiederholen sich die zuerst genannten Prozesse. Dabei ist zu beachten, daß sich die Umlagerungen des Zellinhalts auf das vorhin charakterisierte exzentrische Teilungsgebiet beschränken und die anderen Zellregionen um so weniger davon berührt werden, je weiter sie entfernt liegen. In den Sagittalschnitt durch die telophasische Spindel der Fig. 7 sind die hauptsächlichsten Strömungsrichtungen des Plasmas eingezeichnet, wie sie sich aus dem Vergleich früherer und späterer Stadien ergeben.

Das Resultat der Teilung und inneren Umlagerung, also die Konstitution der Zellen AB und CD ist bedingt erstens durch das, was den Zellen durch die Strömungen zugeführt wird, zweitens

durch das, was von der Eikonstitution her einfach an seinem Ort verbleibt, und drittens durch den Einfluß, den die durch die Massenverkleinerung und gegenseitige Abplattung veränderte äußere Gestalt auf die Anordnung des Inhalts nimmt. In CD nimmt das den Kern umgebende dotterarme Plasma die obere rechte Partie der Zelle ein, und zwar so, daß seine größte Ausdehnung sich von *ld* nach *rv* erstreckt, einen Winkel von zirka 65° mit der Dorsoventralachse des Keimes bildend. Die rechte Seite liegt höher wie die linke. Man versteht, wie die Abplattung der Ventralseite und der rechtsseitige Dotternachschub von unten (während der Telophase der ersten Teilung) zu dieser Lagerung führen muß. In *udl* liegen die immobilen Dottermassen. Die Zelle AB ist ein verkleinertes, stark verkürztes Gegenstück zu CD. Die Exzentrizität ihres Inhalts ist viel geringer. Dichterer Dotter findet sich in den unteren Partien, links höher ansteigend, so daß die dotterarme Kernregion sich oben weiter nach rechts als nach links erstreckt mit der größten Ausdehnung in der Richtung *rl*. Als allgemeinstes Ergebnis der Teilung erhellt, daß AB und CD eine mit dem Ei in den wesentlichen Zügen übereinstimmende exzentrische Substanzanordnung aufweisen.

Der letztgenannte Umstand verrät schon, daß sich bei den Teilungen des zweiten Teilungsschrittes Vorgänge abspielen werden, deren Übereinstimmung mit und Abweichung von der ersten Teilung wir in ihren Bedingungen kennen. Von D wird nach rechts oben die viel kleinere Zelle C abgegeben, während die Medianebene des Keimes B von dem nur wenig größeren A abtrennt. Wir müssen uns hier das Eingehen auf die feineren Einzelheiten mangels der zur Vermittelung der räumlichen Vorstellungen unerläßlichen Abbildungen versagen.

Ein Schnitt durch die Sonderungsebene der Teilung $D > C$, der mit Medianebene des Keimes einen Winkel von zirka 65° bildet, zeigt den dotterarmen Teilungsbezirk in seiner Ausdehnung von *ld* nach *rv*, den C-Pol höher liegend als den D-Pol. Die untere Partie nimmt der Dotter ein, der linksseitig am dichtesten liegt. Ein Schnitt ebenfalls durch die Spindelpole und senkrecht zum vorigen, der ein Eitransversalschnitt wäre, wenn der C-Pol nicht höher als der D-Pol läge, zeigt ebenfalls den Längsdurchmesser des Teilungsbezirks und linksseitig den Dotter. Ein Schnitt senkrecht zur Eitransversalebene und durch die Ruhekerne der Zellen CD und AB trifft den Teilungsbezirk in CD quer, also im kurzen Durchmesser. Die unteren Zellpartien sind von Dotter erfüllt, der

noch im einzelnen eine charakteristische Verteilungsweise zeigt. Im ganzen sehen wir der ersten Eiteilung durchaus entsprechende Verhältnisse, die nur solche Modifikationen aufweisen, wie sie eben die vorhergehende Teilung in ihren Folgen ergibt. Während der Telophase zeigen sich in der dotterfreien Oberflächenschicht der Zellen nach der Teilungsgegend hin plasmatische Strömungen, die sich nach den Sphärenzentren umwenden. In der größeren Zelle D machen sich auch Strömungen aus den tieferen Dotterschichten bemerkbar, die seitlich um den dadurch einsinkenden Kern abfließen.

Der stark inäqualen Teilung $D > C$ gegenüber teilt sich AB in fast gleiche Teile. Da die Zellen sich in der Richtung *rl* sondern, so verbleibt in A der größere Teil des links unten gelegenen, wenig beweglichen Dotters und A fällt etwas voluminöser aus als B.

Die Einleitung und der Vollzug der Teilung in AB entspricht ganz den Vorgängen in CD, nur in dem adäqualen Charakter der Teilung entsprechend abgeschwächtem Maße. Die Spindelachsen der Teilungen $D > C$ und $A > B$ sind windschief zueinander, weshalb ein Schnitt durch die Spindelpole der einen Teilung nie die der anderen auch enthält. Es ist ziemlich wertlos, von einer die beiden Teilungen bewirkenden zweiten Furche zu sprechen; denn die Teilungen als solche gehen völlig unabhängig voneinander vor sich, wenn auch die Vorbedingungen beider Teilungen auf die Teilung $CD > AB$ zurückgehen und die Zusammenlagerung der vier Zellen wiederum ihre Inhaltsanordnung beeinflusst.

Mit der Zunahme der Blastomerenzahl wächst natürlich die Komplikation, die begreiflicherweise in einer kurz bemessenen Darstellung durch Worte schwieriger zu bewältigen ist als bei der Beobachtung. Die Untersuchung lehrt, daß jede Blastomere der ersten sechs Teilungsschritte sich ebenso wie die Eizelle betrachten läßt, wenn sie durch gleichsinnige Schnittebenen zerlegt wird.

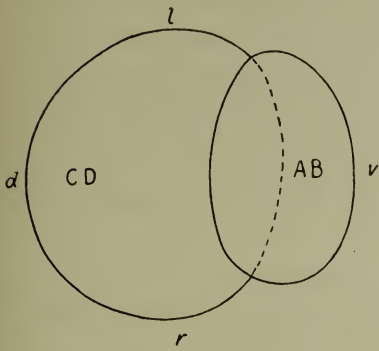
Fassen wir die Ergebnisse über den normalen Verlauf der Furchung von *Aricia* zusammen, so ist sie zunächst zu kennzeichnen als eine Reihe von Zellteilungen ohne Nachwachsen zur Ausgangsgröße, die der Zeit, dem Orte, der Richtung und der Größe nach bestimmt auftreten. Die Umlagerungen des an sich immobilen Dotters verraten die die Teilungen bewirkenden Plasmabewegungen. Die Teilungen nehmen ihren Ausgang von der durch eine eigentümliche asymmetrische Lokalisation ihres Inhalts ausgezeichneten Eizelle. Diese Asymmetrie ist während der Oogenese unter dem Einfluß des Oocytenkerns entstanden. Das Eindringen des Spermiums,

dessen Weg vorgezeichnet ist, ändert an ihr nichts. Sie gestattet die Einstellung des Kerns und die Entfaltung des Teilungsapparates nur in einer bestimmten Weise. Die Blastomeren übernehmen vom Ei die exzentrische Lokalisation des Inhalts, die eine sekundäre Modifikation durch die von der Zellgestalt bedingten Umlagerungen erfährt, indem sich die Blastomeren je nach dem gegenseitigen Lageverhältnis verschiedentlich abplatteln. Vom zweiten Teilungsschritt an sind also zwei Faktorenkomplexe von wesentlicher Bedeutung: die von der Eizelle her übernommene Inhaltsasymmetrie und die Wirkung der Zellgestalt auf die Inhaltsanordnung. Die Teilungen selbst führen zu einem allmählichen Ausgleich der Inhaltsdifferenzen unter den Blastomeren. So geht die anfänglich starke Inäqualität nach und nach in äquale Teilungen über.

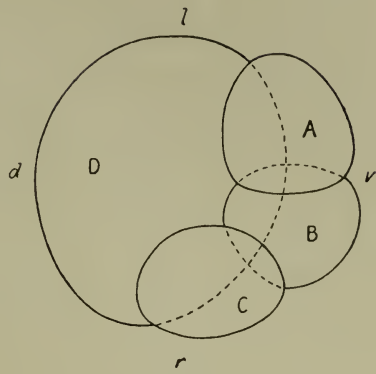
Die so vorgenommene Auflösung des Spiraltypus der Furchung in die Kombination einfacherer, freilich noch sehr komplexer Wirkungsweisen spricht dafür, daß die Furchung nur als Fortsetzung der Eibildung, die ihre Vorentwicklung darstellt, zu betrachten ist. Zwar läßt schon die aus allgemeinen cytologischen Kriterien sich ergebende Einsicht, daß die Furchungskerne sich inaktiv in bezug auf das sie umgebende Plasma verhalten, und die Zwangsparthenogenesis erkennen, daß für den Furchungsverlauf der Eibau verantwortlich zu machen ist; aber es soll auch noch der experimentelle Nachweis erbracht werden.

Ein solcher Nachweis ist dann als geliefert anzusehen, wenn eine Veränderung der Konstitution der furchungsbereiten Eizelle eine Alteration des Furchungsmodus nach sich zieht. Versuche mit der Zentrifuge haben bei *Aricia* kein Ergebnis. Es spricht auch gar nichts dafür, daß es gerade Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts sind, die die Inhaltsanordnung der Substanzen im Ei bestimmen. Grobe mechanische Eingriffe wie Stoffentnahme u. dgl. sind, wo sie nicht gleich tödlich wirken, in ihren Folgen unberechenbar. Kleine Schädigungen, wie man sie durch leichten Druck oder Schütteln erzeugt, werden in gewissen Grenzen reguliert. Wir handeln hier nicht von ihnen, sondern machen uns den Umstand zunutze, daß bei *Aricia* namentlich zu Beginn und am Ende der Laichperiode die Substanzulagerungen des Reifeabschlusses durch Erhöhung über oder Erniedrigung unter die optimale Temperatur von 13° C sich so alterieren lassen, daß die Inhaltsasymmetrie des Eies nahezu ausgeglichen oder stark übertrieben wird. In solchen Kulturen erhält man bei monospermer Besamung statt der Teilungen von normalem inäqualem Typus alle Übergänge von adäqualem

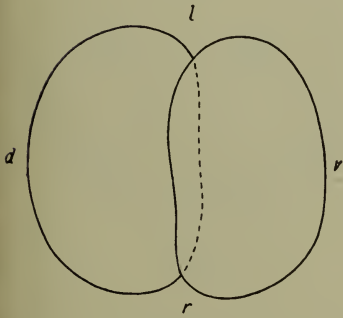
Teilungen bis zu übertrieben inäqualen Abknospungen. Hier betrachten wir einige extreme Fälle.



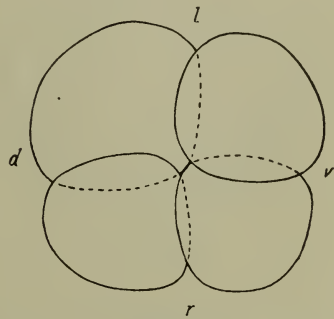
Figur 8.



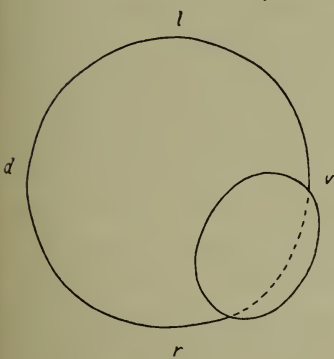
Figur 9.



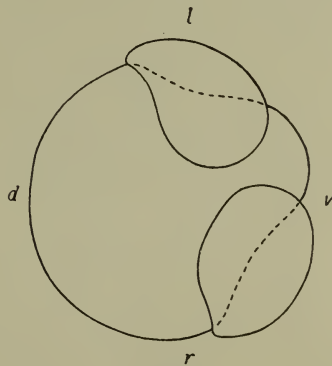
Figur 10.



Figur 11.



Figur 12.

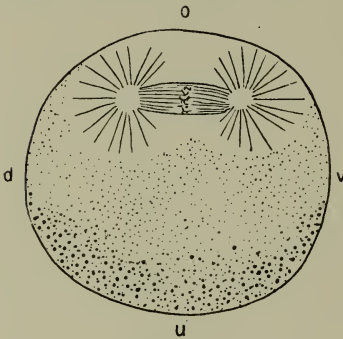


Figur 13.

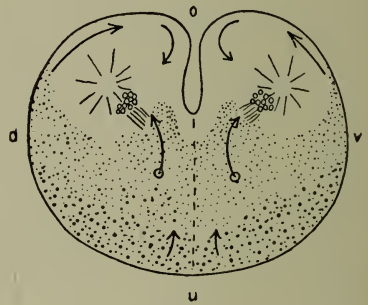
In Fig. 8 und 9 sind die Zellumrisse des normalen 2- und 4-Stadiums in der Ansicht von oben dargestellt. Die Fig. 10 zeigt

ein nahezu äquales 2-Stadium in derselben Ansicht, die Fig. 11 einen Keim von vier Blastomeren zwar nicht gleichen Volumens, doch von im Vergleich zum normalen Verhalten, wo die Zelle D an Umfang die übrigen Zellen sehr erheblich übertrifft (Fig. 9), nur geringen Größenunterschieden. Die übermäßig inäquale Teilung, die im Keim der Fig. 12 vollzogen ist, zieht auffällige Folgen nach sich, indem die überwiegend große dotterreiche Zelle alsbald weitere kleine Zellen abknospt. Fig. 13 zeigt das Ergebnis der zweiten Teilung, die beendet ist, ehe die erste kleine Zelle sich wieder geteilt hat.

Wir untersuchen zunächst die adäqualen Teilungen. Ein Sagittalschnitt durch die Pole der anaphasischen Spindel zeigt



Figur 14.

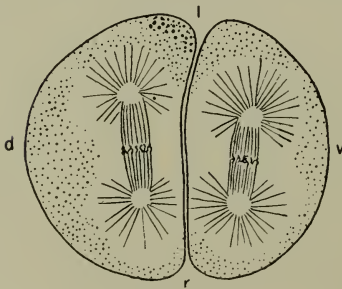


Figur 15.

(Fig. 14), daß in der unteren Zellpartie Dotter in mäßiger Konzentration ausgebreitet ist. Die *ou*-Exzentrizität des Furchungsbezirktes besteht also. Dagegen ist die Exzentrizität in der Richtung

dv nahezu aufgehoben. Ein entsprechender Schnitt im Stadium der Telophase zeigt einen Fall (Fig. 15), in dem die *dv*-Exzentrizität völlig ausgeglichen ist. Die Teilung wird äqual ausfallen. In die Fig. 15 sind die Plasmabewegungen schematisch eingezeichnet, deren symmetrischer Verlauf mit dem asymmetrischen der normal inäqualen Teilung der Fig. 7 zu vergleichen ist. Es geht daraus

sehr deutlich der Unterschied im Resultat und die Homologie der Bedingungen der beiden Teilungsweisen hervor. Schneiden wir das nächste Teilungsstadium transversal, so können wir vier Spindelpole



Figur 16.

in die Schnittebene bekommen, was beim normalen Teilungsverlauf unmöglich ist (Fig. 16). Die Merkmale der Spiralfurchung fehlen in solchen extremen Fällen fast ganz. Die Furchung geht vielmehr annäherungsweise nach dem Radiärtypus vor sich. Der Vergleich mit den entsprechenden Stadien des normalen Furchungsverlaufs zeigt die bedeutsamen Veränderungen in der Lokalisation des Zellinhalts, als deren Folge die hinsichtlich der Richtung und Größe von der Norm abweichenden Teilungen erscheinen.

Bei den übertrieben inäqualen Teilungen findet sich der Furchungsbezirk stark exzentrisch nach oben rechts und namentlich ventralwärts abgedrängt. Der Teilungsbereich ist auch viel kleiner als bei der normalen Entwicklung. Die Teilungen erfolgen so, daß die erste kleine Zelle nach rechts oben, die zweite daneben, d. h.



Figur 17.



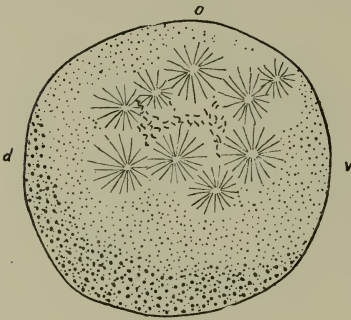
Figur 18.

nach links oben abgegeben wird. In ähnlicher Weise werden zahlreiche kleine Zellen abgeknospt, die sich noch weiter teilen, während eine überwiegend größere Dottermasse ungeteilt verharret. Man gewinnt den Eindruck einer Furchung von diskoidalem Typus. Für die erste Teilung ist in Fig. 17 ein Schnitt durch die Pole der Telophase dargestellt, in dem auch die stark asymmetrischen Plasma-bewegungen angedeutet sind. Einen Schnitt durch ein späteres Stadium zeigt die Fig. 18. Die Exzentrität des Inhalts der großen Zelle ist sehr auffällig.

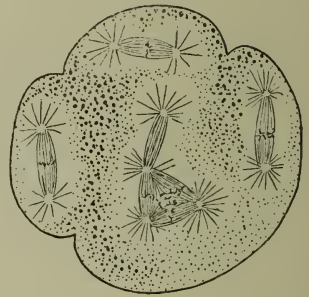
Aus diesen Beobachtungen und Versuchen ist der Schluß zu ziehen, daß der Spiraltypus der Furchung durch die exzentrische Lokalisation des Teilungsbezirks in der Eizelle bedingt wird, deren Zustandekommen und Wirkungsweise wir näher darlegten.

Andere Versuche bekräftigen weiter, daß keinerlei den Teilungsmodus bestimmende Determinationen von den Furchungskernen ausgehen. Sie lehren auch noch, daß es lediglich auf die Lokalisation des in seinem Wirkungskreise beschränkten, d. h. nur eine gewisse

Plasmamasse umfassenden Teilungsbezirks ankommt und nicht auf präformierte Strukturen, die etwa den Spaltflächen eines Kristalls vergleichbar wären. Das Mittel dazu bietet die Polyspermie, die sich bei *Aricia* unter gewissen Umständen erzielen läßt. Bewirkt man nämlich Polyspermie, nachdem die Substanzumlagerungen des Reifeabschlusses vor sich gegangen sind, so gelangen die oft recht zahlreichen Spermatozoen in den *ovr*-Oktanten, wo sich alsbald entsprechend zahlreiche Sphären entfalten, die ein wahres Chromosomengewimmel umschließen. Diese auf engem Raum zusammengedrängten Teilungszentren scheinen sich zu behindern und ihre Wirksamkeit gegenseitig aufzuheben, denn eine Teilung erfolgt selbst nach mehreren Stunden nicht. Die Teilungsstrukturen verschwinden schließlich wieder und der Keim wird zu einer Zelle mit ruhendem



Figur 19.



Figur 20.

Riesenkern. Fig. 19 zeigt auf einem Sagittalschnitt zahlreiche Sphären im Teilungsbezirk der Eizelle, die eine normale Substanzanordnung aufweist. Läßt man zahlreiche Spermatozoen in die Oocyte vor Vollführung der Substanzbewegungen der Ausreifung eindringen, so werden sie überallhin im Zelleib verschleppt. Nach einiger Zeit gehen ihre Kerne, wo sie sich nicht gegenseitig behindern, Teilungen ein, die meist Zellteilungen nach sich ziehen. So kommen mannigfache Vielteilungen und schließlich scheinbar regellos ganz oder teilweise abgefurchte Keime und ungeordnete Zellhaufen zustande. Das Schnittbild der Fig. 20 zeigt, wie mehrere Kerne ohne Rücksicht auf ihre Örtlichkeit im Zelleib selbständige Teilungen eingehen.

Auf das spätere Schicksal dieser und anderer Anomalien können wir hier nicht eingehen. Aus den Polyspermieversuchen ziehen wir den Schluß, daß die Eizelle überall teilbar ist, wo nur das Ooplasma zur Teilung angeregt wird. Diese Erregung ist aber immer in ihrem Umfang beschränkt.

Fassen wir das Ergebnis unserer Auflösung der Spiralfurchung in die Kombination einfacherer Faktorenkomplexe kurz zusammen: Die Furchung erscheint als die Ausführung der in der Eibildung gegebenen Vorentwicklung. Bei der Besamung ist der Weg des Spermiums im Ei so vorgezeichnet, daß die Vorkerne an vorbestimmter Stelle sich treffen müssen und die Teilungserregung ebenda bewirkt wird, nämlich in der im Verhältnis zum Eiganzen asymmetrisch und exzentrisch situierten Plasmamasse, die in der Form eines Ellipsoids mit dem längeren Durchmesser in der Richtung der Dorsoventralachse den oberen ventralen rechten Zelloktanten einnimmt. Die Zellregionen werden um so weniger in das Teilungsgetriebe einbezogen, je entfernter sie von den Teilungszentren liegen. Jede Blastomere übernimmt die Substanzanordnung des Eies und erhält eine von ihrem Lageverhältnis im ganzen abhängige Gestalt, die wieder die Inhaltsanordnung beeinflusst. So ist jede Teilung die notwendige Folge der vorhergehenden und die Vorbedingung der folgenden. Die Spiralfurchung ist nur die Resultante einer Reihe von Einzelereignissen, die alle gleichsinnig verlaufen.

Diskussion:

Herr Prof. BRANDES (Dresden) meint, daß die mitgeteilten Tatsachen der polyspermen Entwicklung darauf hinzuweisen scheinen, daß die dotterreichen Massen doch mechanischen Widerstand bei der Teilung leisten und nicht an allen Stellen jederzeit in Teilung treten können. Die eingedrungenen Spermien liefern das „reine“ Protoplasma, das bei jeder Teilung des Dotters in hinreichender Menge vorhanden sein muß.

Herr Dr. SCHELLACK (Berlin-Lichterfelde):

Untersuchungen über die Coccidien aus *Lithobius* und *Scolopendra* (*Barrouxia*, *Adelea*, *Eimeria*).

(Untersuchungen von E. REICHENOW und C. SCHELLACK.)

Seit den bekannten Untersuchungen von SCHAUDINN und SEEDLECKI (1897, 1899, 1900) sind die Coccidien aus dem Darm von *LITHOBIUS* kaum wieder untersucht worden. Zu erwähnen wären nur die Arbeiten von DOBELL¹⁾ (1907), JOLLOS²⁾ (1909), der die Kernteilungen näher untersuchte, und DEBAISIEUX³⁾ (1911), auf den ich noch zurück-

¹⁾ Proc. of Royal Soc., Ser. B, Bd. 79, 1907.

²⁾ Arch. f. Prot.-Kunde, Bd. 15, 1909.

³⁾ La Cellule, Bd. XXVII, Heft 2, Juli 1911.

kommen werde. Herr Dr. REICHENOW und ich haben deshalb bereits vor zwei Jahren mit einer eingehenden Nachuntersuchung begonnen, die sich zuerst eigentlich nur auf *Adelea ovata* erstrecken sollte, bald aber auf alle in *Lithobius forficatus* vorkommenden Arten ausgedehnt werden mußte. Es hat sich in mehrfacher Beziehung gezeigt, daß diese Nachprüfungen in der Tat notwendig waren. Die Untersuchungen, über die im folgenden ganz kurz berichtet werden soll, sind im Protozoenlaboratorium des Kaiserlichen Gesundheitsamtes unter Herrn Regierungsrat SCHUBERG ausgeführt worden. Eine kurze vorläufige Mitteilung über einen Teil unserer Ergebnisse wurde im Zoologischen Anzeiger Bd. XXXVI, 1910, S. 380 veröffentlicht; auch hat Herr Dr. REICHENOW auf dem VIII. Internationalen Zoologenkongreß in Graz¹⁾ darüber vorgetragen. DEBAISIEUX obenerwähnte Arbeit beschäftigt sich nur mit *Adelea ovata* und *Eimeria lacazei*; sie erschien erst nach unserer vorläufigen Mitteilung (Zoologischer Anzeiger Bd. XXXVI S. 380). Seine Untersuchungen werden im folgenden mehrfach erwähnt.

Das erste Ergebnis unserer Bearbeitung, das uns sehr überraschend kam, war, daß wir neben den drei SCHAUDINN und SIEDLECKI bekannten Formen (*Adelea ovata*, *Eimeria schubergi* und *Eimeria lacazei*) noch eine vierte fanden, die der Gattung *Barrouxia* angehört. Wie aus den weiteren Ausführungen hervorgehen wird, wird durch Auffindung dieser Form die Frage des Vorkommens getrennt geschlechtlicher Schizogonie-Cyclen, das von SIEDLECKI für *Adelea ovata* angegeben wurde, in ein neues Licht gerückt.

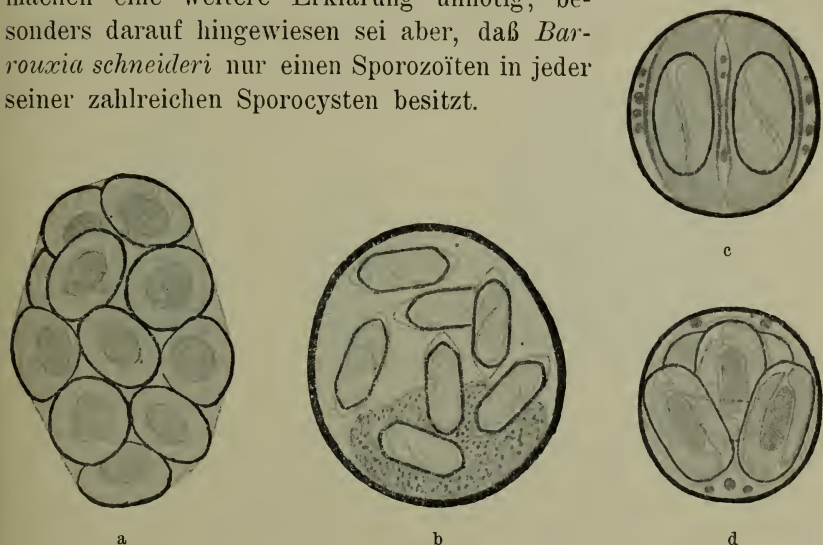
Die von uns gefundene *Barrouxia*-Art stimmt mit der von LÉGER (1897) in *Lithobius forficatus* auf dem Mt. Pelvoux gefundenen *Barrouxia alpina* überein, muß aber aus Prioritätsgründen den Namen *B. schneideri* erhalten.

Wir haben Lithobien an vielen Orten in der Umgegend von Berlin, in Marburg und in Celle (Hannover) gesammelt: überall war *Barrouxia* zu unserem Erstaunen die häufigste Art. Auch sonst muß sie weit verbreitet sein. Figuren von DOBELL zeigen, daß sie in England, von SIEDLECKI und DEBAISIEUX, daß sie in der Umgegend von Paris, Krakau und in Belgien vorkommen muß. Auch SCHAUDINN hat sie mit Sicherheit vorgelegen: daß sie übersehen werden konnte, ist methodologisch äußerst interessant und nur

¹⁾ Kongreßbericht des internat. Zoologenkongresses in Graz 1910, S. 439. Auf die dort gedruckte Diskussionsbemerkung von JOLLOS und einige andere Punkte wird in einem Artikel im Zool. Anzeiger Bd. 39, 1912, S. 609 eingegangen.

so zu erklären, daß ihre Cysten mit *Adelea*-Cysten in der Größe ungefähr übereinstimmen, aber zu ihrer Reifung etwa 14 Tage gebrauchen. Die *Barrouxia*-Cysten sind deshalb von SCHAUDINN immer für unreife *Adelea*-Cysten gehalten worden. Wir sind zuerst demselben Irrtum anheimgefallen.

Ich führe Ihnen an der Hand des Schemas (Fig. 1) und von Mikrophotogrammen¹⁾ die lebenden reifen Cysten aller vier Arten vor, die ganz erheblich voneinander verschieden sind. Die Figuren machen eine weitere Erklärung unnötig; besonders darauf hingewiesen sei aber, daß *Barrouxia schneideri* nur einen Sporozoiten in jeder seiner zahlreichen Sporocysten besitzt.



Figur 1.

Schematische Darstellung der Cysten der vier im Darm von *Lithobius forficatus* schmarotzenden Coccidien.

- a) *Adelea ovata*. Zahlreiche Sporocysten mit je 2 Sporozoiten.
- b) *Barrouxia schneideri*. Zahlreiche Sporocysten mit je 1 Sporozoiten.
- c) *Eimeria lacazei*. 4 parallel zueinander gelagerte Sporocysten mit je 2 Sporozoiten.
- d) *Eimeria schubergi*. 4 Sporocysten mit je 2 Sporozoiten.

Die Entwicklung der drei Arten *Barrouxia schneideri*, *Adelea ovata* und *Eimeria lacazei*, die wir ganz verfolgen konnten, sei in kurzen Zügen skizziert. Über *Eimeria schubergi* wollen wir mit unseren eigenen Untersuchungen noch zurückhalten, weil sie noch nicht abgeschlossen sind.

¹⁾ Die Einrichtung des in Halle zur Verfügung stehenden Projektionsapparates, der für eine andere Plattengröße eingerichtet war, sowie die Kürze der zum Vortrage zur Verfügung stehenden Zeit machten es leider unmöglich, unsere Mikrogramme vollständig und in ausreichender Weise vorzeigen zu können. Die nach dem LUMIÈRE'schen Verfahren aufgenommenen farbigen Photogramme konnten nur in ganz unvollkommener Weise demonstriert werden.

1. *Barrouxia schneideri*. Die Merozoiten, mit deren Beschreibung ich bei allen Arten beginnen will, weil sie sehr charakteristisch sind, besitzen den in Fig. 2 dargestellten Bau. Sie sind durch den länglich ovalen, eigentümlich gebauten Kern sofort von den drei andern Arten zu unterscheiden; das Chromatin ist in einem länglichen Ballen kondensiert, dem ein oder mehrere Binnenkörper kappenförmig aufsitzen. Die Merozoiten liegen regelmäßig, wie die Teile einer Orange, in Bündeln zusammen, und diese Bündel besitzen in der Regel keinen Restkörper (Ausnahmen finden sich, sind aber äußerst selten). Ein großes Material von Lithobien, die massenhaft



Figur 2.



Figur 3.



Figur 4.

Barrouxia schneideri.

Fig. 2. Merozoitenbündel. — Fig. 3. Erste Kernteilung des Schizonten.

Fig. 4. Mehrkerniger Schizont.

ausschließlich mit *Barrouxia* infiziert waren, wie monatelange Kontrolle ergab, läßt keinen Zweifel zu, daß diese Merozoiten in der Tat zu *Barrouxia* gehören. SIEDLECKI (1899), der für *Adelea ovata* zwei getrennt geschlechtliche Schizogonien aufstellte, hat diese *Barrouxia*-Merozoiten für den männlichen Schizogoniecycclus von *Adelea* gehalten; DEBAISIEUX, der unsere Mitteilung noch nicht berücksichtigt hat, bestritt zwar auch, wie wir, daß diese Merozoiten zu *Adelea* gehörten, stellte sie aber fälschlich zu *Eimeria lacazei*.

Die Schizogonie verläuft folgendermaßen. Die Binnenkörper vermehren sich im Kern, indem sie an verschiedenen Stellen schon im Merozoiten und auch später noch neu entstehen, der Kern teilt sich typisch amitotisch, indem die Binnenkörper mit auf die Tochterkerne übernommen werden (Fig. 3). Bei den späteren Teilungen tritt diese ganz primitive Art der Amitose etwas zurück, man sieht Bilder wie das in Fig. 4 dargestellte: die Binnenkörper, die in jedem ruhenden Kerne vorhanden sind, entstehen immer nur durch Neubildung, nie durch Teilung, verschwinden vielmehr während der

Teilung. So können gegen 6—50 Kerne für ebensoviele Merozoiten entstehen.

Die Bildung sowohl der Mikro- wie der Makrogametocyten geht von denselben Merozoiten aus: morphologische Differenzen haben wir trotz vielen darauf verwandten Studiums nicht entdecken können. Wir sind in unserer endgültigen Arbeit ausführlich darauf eingegangen.

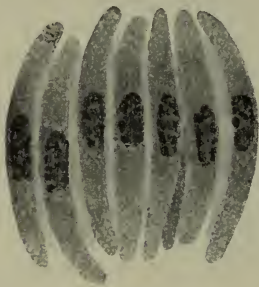
Auch der Kernteilungsmodus in den Mikrogametocyten ist von dem in den Schizonten nicht zu unterscheiden — Abweichungen zeigen sich erst in den letzten 2—3 Teilungen: es wird das Chromatin stark verdichtet, die Kerne werden bedeutend kleiner, als es die Merozoitenkerne sind, und vor allem sind keine Binnenkörper mehr vorhanden. Die aus diesen Kernen entstehenden Mikrogameten haben den Bau, wie ihn LÉGER für *Barrouxia* beschrieben hat.

Die jungen Makrogameten sind dadurch von den jungen Schizonten und Mikrogametocyten unterschieden, daß sie nur bis zu drei Binnenkörper besitzen, wovon zwei allmählich rückgebildet werden. Gleichzeitig werden charakteristische Reservestoffe aufgespeichert. Die Befruchtung erfolgt, ohne daß eine erkennbare Reduktion oder Reifung (etwa Auflösung des Binnenkörpers) vor sich geht, indem der Kern sich streckt und eine Röhre gegen die Oberfläche bildet, in die der Mikrogamet eindringt. Der Binnenkörper ist auch nach der Befruchtung noch vorhanden. Die weitere Entwicklung ist färberisch wegen der vorhandenen undurchlässigen Cystenülle schwer zu verfolgen. Einiges aus dieser Entwicklung zeigen die demonstrierten Figuren (folgt Demonstration von Mikrographien).

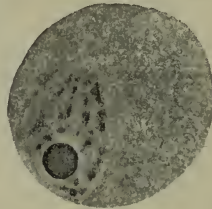
2. *Adelea ovata*. Es sind nur solche Merozoiten vorhanden, wie sie nach SIEDLECKI (1899) während der weiblichen Schizogonie von *Adelea* vorkommen sollen. Reininfektionen nur mit *Adelea*, die alle Stadien enthalten, zeigen das ebenso wie die Möglichkeit der lückenlosen Aneinanderreihung der von diesen Merozoiten ausgehenden Stadien. Der Merozoit ist sehr schmal, lang gestreckt und besitzt einen schmalen langen Kern, der stark färbbares gekörntes Chromatin und einen sehr winzigen, polaren, blaß färbbaren Binnenkörper besitzt (Fig. 5). Die Schizogonie ist von SIEDLECKI nicht richtig dargestellt, indem er einmal von der Annahme einer multiplen Kernteilung ausging, andererseits Stadien von *Barrouxia* einfügte. Zur Frage der „multiplen“ Kernteilung wird unten noch einiges zu erwähnen sein. Die Kernteilung be-

ginnt bereits auf sehr frühen Stadien: wir haben überhaupt bei allen von uns untersuchten Formen ganz allgemein die Regel bestätigt gefunden, daß nicht etwa der Schizont erst sein Wachstum beendet, ehe er mit der Kernvermehrung beginnt, sondern letztere geht nach einer gewissen Größenzunahme des Merozoiten gleichlaufend mit ersterem vor sich.

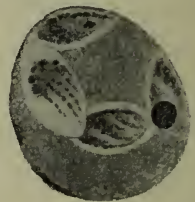
Der Merozoit wächst heran, indem er dabei mäßig viel starkkörniges Chromatin und in der Regel nur seinen einen Binnenkörper ausbildet (Fig. 6). Die Teilung geht auch wieder amitotisch ohne Durchschürung des Binnenkörpers vor sich (Fig. 7). Letzterer gelangt dabei entweder ins Plasma, oder von den zwei Binnenkörpern bekommt jeder Kern einen. Die nächste Teilung kann genau so vor sich



Figur 5.



Figur 6.



Figur 7.

Adelea ovata.

Fig. 5. Merozoitenbündel. — Fig. 6. Einkerniger Schizont.
Fig. 7. Mehrkerniger Schizont.

gehen — bei den späteren aber ist in der Regel während der Teilung oder nachher ein Binnenkörper nicht mehr zu sehen, in den sehr regelmäßigen Sternchen der letzten Teilungen durch Färbung mit Delaf. Hämatox. jedenfalls nie mehr nachweisbar.

Inzwischen ist auch der Makrogamet herangewachsen; er besitzt kein Volutin, wie es alle andern bisher von *Barrouxia* und *Adelea* beschriebenen Stadien haben. Sein Chromatin wird stark aufgelockert und liegt sichelförmig um das Karyosom, das in der Einzahl bleibt, sehr groß wird und stark von Vakuolen durchsetzt ist. An den Makrogameten lagert sich in bekannter Weise ein Mikrogametocyt, der manchmal noch fast ganz die Form von Merozoiten besitzt, nur daß er etwas gedrungener geworden ist. Sein Chromatin- und Volutingehalt nimmt sehr stark zu. Es gehen dann die bekannten schon von SIEDLECKI richtig beschriebenen Prozesse vor sich, die zur Ausbildung von vier Mikrogameten und zur Befruchtung und Sporulation führen. Das soll ganz kurz, soweit es die Befruchtung

und die Bildung der „Befruchtungsspindel“ betrifft, an den projizierten Figuren gezeigt werden. Uns kommt es besonders darauf an, an dieser lückenlosen Reihe von Bildern zu erkennen zu geben, daß eine Kernreinigung durch Ausstoßung von Chromatin, wie SIEDLIECKI es will, oder gar eine Bildung von Richtungskörperchen, wie JOLLOS es beschreibt, gar nicht vorkommt. Wir gehen auf letzteren Vorgang in unserer endgültigen Arbeit sehr ausführlich ein, und haben uns auch genötigt gesehen, in einer im Zoologischen Anzeiger im Druck befindlichen Mitteilung¹⁾ nochmals in dieser Frage gegen JOLLOS Stellung zu nehmen. Man sieht nur, daß vor der Befruchtung der Binnenkörper allmählich kleiner und schließlich ganz aufgelöst wird.

Wir fassen für *Adelea ovata* unsere Ergebnisse nochmals dahin zusammen, daß 1. kein geschlechtlicher Dimorphismus während der Schizogonie besteht, 2. keine „multiple Teilung“ während der Schizogonie und 3. kein irgendwie gearteter Vorgang, der als Kernreduktion aufzufassen wäre, zu finden ist.

3. *Eimeria lacazei*. Wir besitzen bekanntlich über den Entwicklungsgang dieses Coccidiums eine Darstellung, die SCHAUDINN in seiner gemeinsamen mit SIEDLIECKI (1897) verfaßten vorläufigen Mitteilung über seine Coccidienstudien gegeben hat (wiederholt und etwas ergänzt in der Arbeit über *E. schubergi*); ferner eine solche von DEBAISIEUX (1911). Beide sind in wesentlichen Punkten unrichtig; die letztere gibt, wie schon erwähnt, ausschließlich Stadien von *Barrouxia*, die SCHAUDINN'sche nur zum Teil.

Das Material, das wir benutzten, ist selbstverständlich auf das sorgfältigste ausgesucht und kontrolliert. Darüber werden unsere Protokolle die notwendige Auskunft geben. Wir bemerken, daß die Stadien, die auf den Zeichnungen demonstriert werden, fast alle von einem Tier stammen, das viele Wochen hindurch vorher kontrolliert war; es zeigte anfänglich eine *lacazei*-Infektion, dann *Barrouxia*, nach deren Abklingen wieder *lacazei* auftrat. In diesem Zeitpunkt wurde das Tier getötet. Die Stadien sind außerdem so charakteristisch und weichen von *E. schubergi*, *Barrouxia* und *Adelea ovata* so stark ab, daß Verwechslungen gar nicht möglich sind. Wir haben natürlich auch Reininfektionen gehabt.

Die Merozoiten sind in Fig. 8 dargestellt. Sie sind sehr klein, etwas keulenförmig, und besitzen einen Kern, der fast die Form

¹⁾ Zool. Anz., Bd. 39, 1912, S. 609.

eines langen Rechtecks hat. Das Chromatin ist kompakt, nicht in Körnchen angeordnet, sondern gewissermaßen in größeren Brocken hauptsächlich der Kernwand angelagert. Ein Karyosom ist auf dem ganz jungen Merozoiten noch nicht erkennbar, allerdings ist häufig ein Raum innerhalb des einen Kernpoles ausgespart, auf dem es bald deutlich erkennbar wird. Es rückt dann an das Ende des Kerns aus dem Chromatin heraus, bleibt zunächst ziemlich klein und wächst erst später außerordentlich stark heran. An einer Auswahl von wenigen, aber charakteristischen Figuren sei die weitere Entwicklung geschildert, und voraufgeschickt, daß auch hier wie bei *Barrouxia schneideri* weder ein geschlechtlicher Dimorphismus der Merozoiten, noch Differenzen im Kernteilungsmodus bei Schizonten und Mikrogametocyten vorhanden sind. Für beide nahm SCHAUDINN (1897) multiple Kernteilung an, d. h. Zerstreung von



Figur 8.

Figur 9.

Figur 10.

Eimeria lacazei.

Fig. 8. Merozoitenbündel. — Fig. 9. Erste Kernteilung im Schizonten.

Fig. 10. Makrogamet nach „Explosion“ des Binnenkörpers.

vielen Binnenkörpern im Plasma nach Auflösung des ersten Kernes und Entstehung neuer Kerne um die Binnenkörper als Bildungszentren. In scharfem Gegensatz dazu zeigen unsere Figuren die schönsten Kernteilungen. Der zum Schizonten oder Mikrogameten herangewachsene Merozoit besitzt lang ovale Gestalt, einen runden, großen Binnenkörper in dem mit stark färbbarem, körnigem Chromatin erfüllten Kern. Hierdurch, durch seine Kleinheit und die ovale Form unterscheidet er sich leicht von allen anderen Formen; besonders von *Eimeria schubergi*, der er in der Art der Binnenkörper-Teilung ähnelt, ist er durch die längliche ovale Gestalt unterschieden — denn nach SCHAUDINN ist der Schizont von *Eimeria schubergi* kugelig.

Bei der Kernteilung nun wird der eine seitlich gelagerte Binnenkörper mit geteilt, durchgeschnürt (Fig. 9); das Chromatin ist in

deutlich fädiger Anordnung an die Pole der Teilungsfigur gelagert. Ein solches Bild ist bei keiner anderen Coccidienform aus *Lithobius* zu finden. Nach dieser Methode teilen sich die Kerne auch weiterhin. Es ist aber höchst erwähnenswert, daß es auch vorkommt, daß in dem Kern (schon bei der ersten sowohl wie bei den späteren Teilungen) neben dem einen Binnenkörper ein zweiter neugebildet wird, dann bei der Teilung die Durchteilung des Binnenkörpers sinngemäß unterbleibt und von den beiden Binnenkörpern je einer auf jeden Tochterkern verteilt wird. Die beiden Typen von Teilungen kann man in demselben Schizonten nebeneinander finden. In den Teilungsfiguren der Binnenkörper ist von Centriolen usw. nichts zu sehen. In den Schizonten mit zahlreichen Kernen ist der große Binnenkörper immer polar gelagert.

Die Merozoiten, die aus den Schizonten entstehen, sind, wie die Fig. 8 zeigt, meist fächerartig angeordnet. Das aber nur auf jungen Stadien, später liegen sie meist regellos durcheinander.

Die Bildung der Mikrogametenkerne in den Mikrogametocyten erfolgt, wie gesagt, in derselben Weise. Das Kernbild ändert sich wie bei *Barrouxia schneideri* erst mit den letzten Teilungen, indem dann die Karyosome verschwinden. Die unreifen Mikrogametenkerne sind größer als bei *Barrouxia* — die vorgezeigten Mikrophotogramme zeigen die Unterschiede sehr gut — ebenso wie auch die Mikrogameten größer sind. SCHAUDINN hat nun sowohl die reifen Mikrogametocyten wie die reifen Makrogameten von *Barrouxia* als zu *E. lacazei* gehörig beschrieben, wie aus seiner Abbildung, die einen länglich ovalen Makrogameten mit der *Barrouxia* eigentümlichen Kernröhre und davor schwärmenden Mikrogameten zeigt, hervorgeht.

Der Makrogamet ist vielmehr genau so gebaut wie der von *Eimeria schubergi*. Sie sind einander so ähnlich, daß wir die Stadien bis jetzt nicht voneinander trennen konnten. Der junge unreife Makrogamet ist wie bei *E. schubergi* lang oval, mit einem Binnenkörper, der reife nimmt Kugelgestalt an, und dabei sind auch die so höchst eigentümlichen Prozesse der Binnenkörper-„Explosion“, die SCHAUDINN für seine Art beschrieb, wiederzufinden. Fig. 10 gibt ein Bild davon: die zahllosen Trümmer des Binnenkörpers liegen auf der Oberfläche des Makrogameten. Zur Befruchtung rückt der binnenkörperlose Kern in kugeligiger Gestalt an die Oberfläche, und alles erfolgt auch weiterhin so, wie es für *E. schubergi* bekannt ist. Ich gehe nicht weiter darauf ein — die Unterschiede der reifen Cysten sind schon gezeigt —, erwähne nur,

daß wir auch die reifen Mikrogameten von denen der *E. schubergi* zunächst nicht unterscheiden können.

Ich hätte Ihnen nun noch die Entwicklung von *E. schubergi* zu schildern, möchte aber davon absehen, da unsere Untersuchungen über diese Form noch nicht ganz abgeschlossen

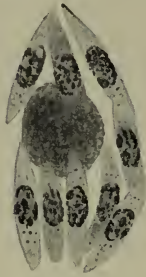
sind. Sie ist unbedingt am schwersten zu untersuchen, einmal weil sie am seltensten ist und dann, weil man bei Tieren, deren Kot viele Cysten enthält, meist keine Schizogoniestadien mehr findet.

Auffällig ist jedenfalls, daß die Schizogonie, so wie SCHAUDINN (1900) sie schildert, eine weitgehende Ähnlichkeit mit *Eimeria lacazei* besitzt, wenn für die letztere Form unsere Darstellung zugrunde gelegt wird.

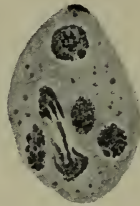
4. Ich gehe deshalb gleich dazu über, Ihnen ganz kurz noch die Entwicklung eines Coccidiums aus dem *Scolopendra*-Darm, der *Adelea dimidiata*, zu schildern. Die Richtigkeit des Art- und Gattungsnamens wird an anderer Stelle untersucht werden. LÉGER hat die wichtigsten Stadien in einer kurzen Mitteilung beschrieben und die Vermutung ausgesprochen, daß ein ähnlicher Fall von geschlechtlichem Dimorphismus vorliege wie bei *Adelea ovata*. Die reifen Cysten besitzen ovale Gestalt, viele runde Sporen mit je zwei Sporozoiten, und sind ausgezeichnet dadurch, daß der Mikrogametocytenrestkörper unter einer besonderen Hülle auch an den reifen Cysten noch zu sehen ist.



Figur 11.



Figur 12.



Figur 13.



Figur 14.

Fig. 11—14. *Adelea dimidiata* aus dem Darm von *Scolopendra*.

Fig. 11. Merozoitenbündel.

Fig. 12. Merozoitenbündel mit Restkörper.

Fig. 13. Makrogamet mit aufsitzendem Mikrogametocyten.

Der Merozoit besitzt einen ovalen Kern mit kompaktem Chromatin (Fig. 11), in dem ein polargelagerter Binnenkörper erst beim Heranwachsen auftritt. Die Bündel sind meist, wie die Figur zeigt, angeordnet, außerdem findet man aber auch solche mit einem Restkörper (Fig. 12). Die Merozoiten sind in letzterem Falle kleiner und gedrängener. LÉGER (1898) glaubte aus diesem Vorhandensein zweier verschiedener Merozoitenarten in Analogie zu dem von SIEDLECKI angegebenen geschlechtlichen Dimorphismus bei *Adelea ovata* auf einen solchen auch bei *A. dimidiata* schließen zu können. Das ist sicher ein Irrtum, denn man findet, daß gerade bei *A. dimidiata* die Schizogonie überhaupt stark variiert — Vorzeigung von Bildern einiger noch anders gebauter Merozoitenbündel beweist das —, außerdem sind die Formen mit Restkörper bei sehr starken Infektionen mit allen Stadien stets nur äußerst selten zu finden, genau wie bei *Barrouxia*. Es ist nicht möglich anzunehmen, daß die Unmassen von Makrogameten bei vielen Infektionen — die sich nebenbei bemerkt bei meinen Versuchstieren jetzt über zwei Jahre hingezogen haben, ohne abzubrechen —, daß diese Makrogameten, wie LÉGER annimmt, ausschließlich von den seltenen Schizogoniformen mit Restkörper herrühren sollen. Ich bin, wie ich hier nicht im einzelnen klarlegen kann, trotz ursprünglich gegenteiliger Annahme doch zu dem Schluß gedrängt worden, daß auch bei *Adelea dimidiata* ein geschlechtlicher Dimorphismus der Merozoiten nicht statthat.

Die Kernteilungen in den Schizonten sind wiederum nicht „multipel“, sondern sind der von *Adelea ovata* einigermaßen ähnlich: primitive amitotische Figuren, bei denen allerdings das Chromatin in längeren Strähnen angeordnet ist, keine Durchschnürung des Binnenkörpers, sondern Neubildung in den Tochterkernen und Verschwinden vor oder noch während der Teilung (Fig. 13).

Die Merozoiten wachsen zu den eigentümlich gebauten Makrogameten heran, wie sie in Fig. 14 dargestellt sind. Es bildet sich nämlich eine kleine hyaline Zuspitzung an der dem Darmlumen abgekehrten Seite des im Epithel liegenden Makrogameten aus, die gewissermaßen eine Vorstufe der Epimerite der Gregarinen zu sein scheint. Zum Festhaften können diese hinfälligen Gebilde freilich nicht dienen, zumal sie auch bei den Mikrogametencyten vorhanden sind, die nach Adeleidenart fest am Makrogameten anhaften. Sie dienen wahrscheinlich zur Nahrungsaufnahme, wie man das neuerdings auch von vielen Epimeriten der Gregarinen annehmen darf.

Der Mikrogametocyt, der sich schon sehr frühzeitig an die unreifen Makrogameten anlagert, liefert wie üblich vier Mikrogameten, deren einer die Befruchtung bewirkt. Ich gehe auf die übrigen Verhältnisse nicht näher ein, bemerke aber, daß ich gerade diese Form sehr vollständig studieren konnte, da mir genügend Material auch der frühesten Stadien vom Sporozoiten an infolge künstlicher Infektionsversuche zur Verfügung steht.

Nach dieser kurzen Darstellung der Entwicklung der verschiedenen untersuchten Arten möchte ich noch kurz auf einige allgemeinere Fragen eingehen.

Schon SIMOND erkannte bei der Kaninchencoccidiose, mit welchen Schwierigkeiten man bei künstlichen Infektionsversuchen mit Coccidien zu kämpfen hat: es ist mit den größten Schwierigkeiten verknüpft, uninfizierte Versuchstiere zu bekommen.

Zur vollen Zufriedenheit gelungen sind mir diese Versuche bei *Adelea dimidiata*. Ich hatte das Glück, wirklich uninfizierte Scolopender in Rovigno zu finden: diese wurden nach Berlin geschafft und dort etwa $\frac{3}{4}$ Jahr und länger der Kot auf Cysten untersucht. Sie erwiesen sich als wirklich uninfiziert. Das Auftreten von Cysten im Kot nach dem Füttern erfolgte durchschnittlich nach 40 Tagen (mit wenigen Tagen Differenz). Ich kann wohl behaupten, daß dies die einwandfreiesten Fütterungsversuche mit Coccidien überhaupt sind, die bisher gemacht sind. Bei *Adeleiden* insbesondere sind noch gar keine gelungen.

Die Infektionsversuche mit Lithobien sind viel schwieriger. Wir haben viele Hunderte von Tieren im Laufe vieler Wochen und manchmal Monate lang unter ständiger Kontrolle isoliert gehalten, weil wir uninfizierte Tiere suchten. Das ist uns bis auf Ausnahmen bei einigen wenigen Tieren nicht geglückt. Alle gefundenen Tiere wiesen entweder gleich oder nach Wochen erst *Barrouxia schneideri* auf, manchmal kam dann *E. lacazei* dazu. Daher sind die vielen Infektionsversuche bei *Barrouxia* nur unter genauer Kenntnis der Beobachtungsprotokolle zu bewerten. Ich gehe hier nicht weiter auf sie ein. Wir hatten auch gehofft, nach den Angaben SCHAUDINN's für *E. schubergi* ein „Ausheilen“ der Coccidiose abwarten zu können. Das ist vollends vergeblich: ich erwähne als krassestes Beispiel *A. dimidiata*, deren Cysten einzelne Scolopender jetzt bereits zwei Jahre lang in jedem ihrer Kotballen in Massen ausscheiden! Nicht viel anders geht es bei Lithobien mit *Barrouxia schneideri*, die nach monatelanger Beobachtung immer noch infiziert sind.

Bei *E. schubergi* verfuhr SCHAUDINN (1900) nach dem Plan, die Lithobien acht Tage lang zu beobachten und sie dann, wenn sie in diesem Zeitraum keine Cysten im Kot aufwiesen, für uninfiziert zu halten. Das sind sie keinesfalls gewesen, wenn damals schon in der Umgegend von Berlin *Barrouxia* vorkam, und das beweisen seine und SIEDLECKI's Abbildungen. Auch *E. lacazei* kann in den für uninfiziert gehaltenen Tieren vorgekommen sein, denn diese Form tritt auch manchmal erst nach wochenlanger Beobachtung auf.

Aber *E. schubergi* und *Adelea ovata* scheinen eine gewisse Sonderstellung einzunehmen. Zunächst sei bemerkt, daß uns unter vielen Versuchen auch eine *Adelea ovata*-Infektion gelang: 50 Tage nach dem Füttern traten zwei Cysten im Kot auf. Trotz dieser langen Inkubation verläuft bei *Adelea ovata* und, wie wir sehen werden, auch bei *E. schubergi* die Infektion etwas mehr akut: denn nach mindesten sechs Wochen ist bei *Adelea ovata* die Infektion, soweit man sehen kann, meist erloschen. Bei *E. schubergi* möchte ich Bezug auf einen Fall nehmen (wir haben derer noch mehrere beobachtet): ein *Lithobius* wurde am 9. März gefangen und zeigte bereits sehr viel *E. schubergi*-Cysten im Kot: erst am 4. Mai, also nach etwa zwei Monaten fanden sich die letzten Cysten im Kot. Es folgte dann eine *Lacazei*- und *Adelea*-Infektion. Das Tier ist seit 10. Mai nicht wieder angesehen.

Man kann also, wie wir zusammenfassend bemerken müssen, keineswegs nach achttägiger Beobachtung des Kotes von einem *Lithobius* sagen, er sei überhaupt nicht infiziert; ferner ist es nicht richtig, daß man durch „Ausheilen“ lassen, wie es SCHAUDINN bei *E. schubergi* für möglich hält, uninfizierte Tiere erhalten kann. Wenn man demnach SCHAUDINN's Ergebnisse bei *Eimeria schubergi* nunmehr auch mit einer gewissen Kritik ansehen muß, so wollen wir dennoch nur auf Grund letzterer Tatsachen nicht behaupten, daß der von ihm aufgestellte Entwicklungskreis falsch sei. Dazu werden wir uns vielmehr erst äußern, wenn wir ihn voll haben nachprüfen können.

An zweiter Stelle möchten wir noch einige Worte zu der Frage des geschlechtlichen Dimorphismus in der Schizogonie der Coccidien sagen. Zunächst einiges über den Plasmarestkörper, der ja die weiblichen Merozoitenbündel von *Adelea ovata*, *A. dimidiata* und *Cyclospora caryolytica* neben andern Merkmalen kennzeichnen soll. Daß er diese Bedeutung bei den beiden ersten Formen nicht haben kann, ist schon gezeigt worden. Allein schon die Seltenheit des Vorkommens zeugt dagegen. Bei *Barrouxia* liegt die Sache

ebenso. Bei allen drei Formen ist ein geschlechtlicher Dimorphismus sicher nicht vorhanden; als einziges Beispiel bleibt uns *Cyclospora caryolytica*. Wichtig zur Frage der Bedeutung des Restkörpers scheinen mir nun folgende Versuche zu sein, die freilich noch nicht ganz abgeschlossen, aber bisher mehrfach wiederholt sind, und öfter zu demselben Ergebnis führten. Ein stark mit *Barrouxia schneideri* infizierter Lithobiendarm wurde in zwei Teile geteilt, die eine Hälfte sofort als Ausstrich feucht konserviert, die andere mit Blut von *Lithobius* und etwas physiol. Kochsalzlösung (etwa $\frac{1}{10}$ der ganzen Masse) zerzupft und unter einem Deckglase eine



Figur 15.

Merozoitenbündel von *Barrouxia schneideri*, unter dem Deckglas nach Zusatz von etwas Lymphe des *Lithobius* und phys. Kochsalzlösung entstanden.

halbe Stunde und mehr liegen gelassen. Es waren diese Versuche zu dem Zweck gemacht worden, zu sehen, welche Schädigungen beim Lebend-Beobachten der Coccidien auftreten (SCHAUDINN beobachtete dasselbe Präparat bis zwei Stunden und hielt es ungefähr während dieser Zeit für normal). Überraschenderweise konnte man nun häufig schon im Leben das Auftreten von Restkörpern in Schizogonien beobachten, die nachher auch auf dem Ausstrich sehr häufig waren, während auf dem Ausstrich der ersten, sofort

fixierten Hälfte keine Restkörper waren! Außerdem traten Merozoitenformen auf, die mir ganz unbekannt waren. Schließlich sichere Kernschädigungen schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde. Ich zeige Ihnen hier einige Bilder (von denen hier nur eines in Fig. 15 zur Abbildung gelangt ist), die bis auf die etwas unregelmäßige Gestalt des Restkörpers durchaus in allen Merkmalen mit SCHAUDINN'S Abbildung des Merozoitenbündels von *E. schubergi* übereinstimmen. In dem stark infizierten normalen Präparat der andern Darmhälfte war nichts davon zu sehen, auch hatte das Tier keine *Schubergi*-Cysten im Kot. Ich wollte hier nur das Ergebnis dieser Versuche, deren Tatsachen feststehen, mitteilen und enthalte mich zunächst noch jeden weiteren Schlusses. Sie sollen nur den Weg zeigen, auf dem vielleicht die wirkliche Bedeutung der Schizogonieförmigen mit Plasmarestkörper aufgeklärt werden kann.

Jedenfalls mahnen diese Versuche jetzt schon dazu, nicht auf Grund seltener Befunde von abweichenden Schizogonieförmigkeiten (abweichend in bezug auf das Fehlen oder Vorhandensein von Restkörpern und in bezug auf morphologische Differenzen der Merozoiten) gleich geschlechtliche Dimorphismen anzunehmen — vor allem, nachdem auch die genaue rein morphologisch durchgeführte Bearbeitung von vier Arten einen solchen Dimorphismus nicht hat auffinden können.

Nun zu der Frage der Kernteilungsarten: es ist bekannt, daß die Coccidien bisher eines der Hauptbeispiele des Vorkommens multipler Kernteilung abgegeben haben. Sie ist von SCHAUDINN und SIEDLECKI bei *Adelea ovata* und *E. lacazei* während der Schizogonie, bei *E. lacazei*, *E. schubergi* und *Cyclospora caryolytica* in den Mikrogametocyten gefunden. Davon bleiben nach unseren Befunden nur noch die beiden letzten Fälle übrig: denn wie die bei allen unseren Formen aufgefundenen und vorgezeigten Figuren klar beweisen, ist die Kernteilung eben nicht multipel, sondern man kann alle einzelnen Teilungen von der ersten bis zur letzten als amitotisch nachweisen. Die Befunde SCHAUDINN'S und SIEDLECKI'S sind bisher auch niemals bestätigt worden (außer von JOLLOS), weder bei denselben noch bei anderen Formen. LÉGER, MOROFF, PÉREZ, SCHUBERG und KUNZE, DEBAISIEUX u. a. haben Coccidien genau untersucht — keiner hat multiple Kernteilung gesehen. JOLLOS aber sieht sie bei seiner vermeintlichen *Adelea ovata* in den Schizonten neben zwei anderen Kernteilungsarten auftreten.

Damit nicht behauptet werden kann, wir hätten diese multiplen Kernteilungen eben einfach nicht gefunden, zeige ich hier ein Photogramm (von *Barrouxia*), bei dem in den Schizonten nur eine Anzahl isolierter Karyosome liegen (Fig. 16). Es ist vor allem bei *Barrouxia* auffällig, wie schwer sich manchmal das Chromatin färbt, und wie leicht es beim Differenzieren entfärbt wird: auch in diesen Figuren sind Kerne um die Karyosome vorhanden, wie man durch Nachfärben nachweisen kann. JOLLOS hat dann weiter auch Centriole in diesen Karyosomen gefunden, die wir ebenfalls nicht gesehen haben. Ich möchte hierüber an dieser Stelle eine Auseinandersetzung nicht



Figur 16.

Photogramm eines Schizonten von *Barrouxia schneideri*. „Multiple Kernteilung“, d. h. es sind im Plasma nur die Binnenkörper erkennbar, keine Kerne.

beginnen, da wir demnächst im Zoologischen Anzeiger¹⁾ einen Artikel veröffentlichen, der sich damit beschäftigt. Ich möchte nur sagen, daß wir den morphologischen Bau der Binnenkörper genau untersucht und sie als wabig gebaut (manchmal mit eingelagerten Körnchen) erkannt haben. Das sind positive, auch schon vor uns von Coccidien bekannte Befunde, die JOLLOS nicht erhoben und nicht berücksichtigt hat, wie es bei einer so schwierigen Materie, wie die „Centriole“ es sind, doch wohl eigentlich wünschenswert gewesen wäre. Wir messen den Binnenkörpern nicht die Bedeutung vollwertiger Kerne bei, wie die HARTMANN'sche Schule: morphologisch beherrschen sie allerdings schon infolge ihrer starken Färbbarkeit das Kernbild, sind auch sicher physiologisch außerordentlich wichtig als chromatinbereitende Organelle (wie wir mit HERTWIG annehmen möchten), aber während der Teilungen sind sie von einer Variabilität, die geradezu erstaunlich ist: sie können vollständig aufgelöst werden, irgendwo im Kern ganz neu entstehen, ins Plasma ausgestoßen werden, da, wo sie in Mehrzahl vorhanden sind, einfach ungefähr in gleicher Zahl in jeden Tochterkern übernommen werden, schließlich können sie auch bei der Teilung mit geteilt werden.

In bezug auf die Frage der Reduktionsteilungen läßt sich das Ergebnis unserer Untersuchungen kurz dahin zusammenfassen, daß solche Vorgänge bei keiner der vier bearbeiteten Formen vorkommen, wenn wir davon absehen, einfache Binnenkörperauflösungen im Befruchtungskern als Reduktionsvorgänge anzusehen. Die lückenlose Aufeinanderfolge einer großen Reihe von Stadien in einem sehr großen Material bürgt uns dafür.

Es wäre ja im höchsten Grade auffällig, wenn gerade diese Stadien, die nach JOLLOS an Deutlichkeit ja nichts zu wünschen übrig lassen, so selten sein sollten, daß wir sie bei vier genau untersuchten Arten nicht zu Gesicht bekommen haben sollten. Es ist übrigens darauf aufmerksam zu machen, daß schon zwischen der ersten gemeinsamen Mitteilung SCHAUDINN's und SIEDLECKI's und der endgültigen Arbeit SIEDLECKI's Widersprüche vorhanden sind: in ersterer finden sich Abbildungen, die Ausstoßungen erheblicher Mengen von chromatischer Substanz aus der Zelle darstellen, in letzterer werden nur einige chromatische Körnchen im Plasma neben dem Befruchtungskern abgebildet. Es ist anderen Untersuchern übrigens ebenso gegangen wie uns: bei *Orcheobius*, einer *Adeleide*, ist nach SCHUBERG und KUNZE sicher auch keine Reduktion

¹⁾ Erschienen im Zool. Anz., Bd. 39, 1912, S. 609.

vorhanden. In der Tat sind die Angaben von SCHAUDINN und SIEDLECKI bisher überhaupt noch nicht bestätigt worden: denn auch die Reduktionsmethoden von JOLLOS und CHAGAS, die ihre Befunde gegenseitig zu stützen suchen, sind ganz anders geartet als die von den ersteren Forschern behaupteten.

Ich schließe damit meine Ausführungen und glaube gezeigt zu haben, daß bei einer so viel untersuchten und so leicht zugänglichen Gruppe, wie die Coccidien es sind, doch noch recht viel Probleme zu lösen waren und weiterhin sein werden.

Diskussion:

Herr Prof. HARTMANN (Berlin),

Herr Prof. SCHUBERG (Berlin-Lichterfelde).

Herr Prof. F. A. M. W. GEBHARDT (Halle):

Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge im Kolloiden.

(Mit 32 Textfiguren.)

Da es mir bei der Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich sein wird, das Verhältnis des Ihnen von mir heute zu bietenden Neuen zu dem bereits anerkannten Altervorbenen auf dem Gebiete unserer Kenntnis von den Pigmenten in allen Punkten ausreichend zu beleuchten, so möchte ich gleich von vornherein betonen, daß ich nicht gekommen bin, zu trennen und zu zerstören, sondern daß ich im Gegenteil hoffe, durch die gleich zu besprechenden neuen Gesichtspunkte vielen heute ganz verbindungslos dastehenden Ansichten zum gegenseitigen Anschluß zu verhelfen, insbesondere auch durch die neugewonnene Erkenntnis ein weiteres Scherflein zur Annäherung und gemeinsamen gedeihlichen Weiterarbeit der entwicklungsmechanischen (Roux) und der phylogenetischen Forschungsrichtung beizutragen.

Ich möchte gleich eingangs bemerken, daß ich das gesamte chemische Versuchsmaterial, von dem ich mir erlauben werde, Ihnen einige besonders charakteristische Platten nachher zu demonstrieren, ebenso wie eine ununterbrochen genossene Unterstützung durch persönliche und schriftliche Information über die meisten wichtigen Punkte des chemischen Teils meiner Arbeit Herrn Raphael Eduard LIESÉGANG in Frankfurt a. M. verdanke. Es wird die Beweiskraft der ihnen vorzuführenden Versuche sicher nicht vermindern, wenn

ich Ihnen verrate, daß dieselben größtenteils unter ganz anderen Gesichtspunkten, nämlich anlässlich der Schaffung der LIESEGANG'schen Achattheorie angestellt sind, so daß irgendein beim Versuch wirklicher Einfluß des Gehofften auf das Versuchsergebnis hier von vornherein ausgeschlossen erscheint.

Ich knüpfe sowohl in morphologischer wie in chemischer Beziehung an die letzten Errungenschaften der Pigmentlehre an, es möge mir aber bei der notgedrungenen Kürze der heutigen Darstellung ein Eingehen auf die sehr umfangreiche einschlägige Literatur bis zu einer späteren Gelegenheit gestundet werden. Ich begnüge mich mit einer ganz kurzen, wie ich hoffe genügend objektiven Darstellung der Sachlage.

Da scheint sich mir zunächst als chemisches Fazit der letzten Arbeiten zu ergeben, daß bei der Pigmentbildung mindestens drei Faktoren unter allen Umständen zu berücksichtigen sind: 1. eine geeignete Substanz, welche gewissermaßen als *causa materialis* immer vorhanden sein muß, wo Pigment gebildet werden soll, das Chromogen, welches durch chemische Einwirkungen einfacherer Art, wohl meist Oxydationen, in Pigment überführbar ist; 2. eine Substanz, welche die Rolle des Sauerstoffüberträgers spielt, die Oxydase; sie kann meiner Meinung nach sehr wesentlich unterstützt, wenn nicht gar ersetzt werden durch feine Verteilung des Chromogens auf einer durch weitgehende Gliederung sehr vergrößerten Oberfläche; 3. endlich der oxydierende Körper selbst, sei es direkt Sauerstoff oder eine leicht Sauerstoff (in *statu nascendi!*) abgebende Verbindung.

Als morphologisches Fazit ist bezüglich der Pigmentverteilung wohl das wichtigste die in letzter Zeit immer mehr hervortretende Übereinstimmung in der Ansicht, daß die Rippen der Flügel hier den wichtigsten phylogenetischen Anhaltspunkt darstellen.

Als Folgerung ergibt sich aus dieser Sachlage mit Notwendigkeit etwas, was leider bei sehr vielen Detailuntersuchungen auch auf entwicklungsmechanischer Seite außer acht gelassen wird: daß wir nämlich in dem jeweils wirklich vorhandenen Pigment nur das augenblicklich erreichte Wirkungsergebnis der jeweils vorliegenden Kombination aller dieser Faktoren vor uns haben, und daß nachträgliche Transporte dieses fertigen Pigmentes nur ganz ausnahmsweise einen erheblichen ursächlichen Anteil an der für die Art charakteristischen Pigmentverteilung haben können, daß sie vielmehr im Gegenteil gewöhnlich eine Störung des ursprünglichen Verteilungsplanes darstellen dürften. Vielleicht lohnte es sich, auch

die interessanten Pigmentüberwanderungen in den künstlich aus verschiedenen Arten vereinigten Amphibienlarven (BORN, SPEMANN, BRAUS) einmal unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten.

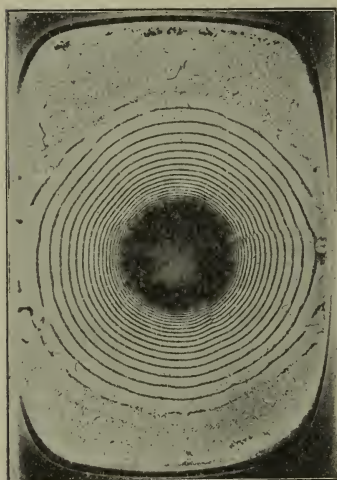
Gehen wir vom Morphologischen aus, so herrscht dort die Vorstellung, die auch ohne weiteres zur Aufstellung phylogenetischer Reihen geführt hat (VAN BEMMELEN), daß das Pigment in den Schmetterlingsflügel in mehr oder weniger fertigem Zustande durch die Rippen eingeführt wird. Die Binden entstehen nach dieser Vorstellung durch das Zusammenfließen von so zunächst erzeugten Flecken. Bei der ohne weiteres durch Beobachtung zu erhebenden oft vorhandenen rhythmischen Wiederholung der Binden, bei deren oft schnurgradem oder sonst auffälligem Verlauf, bei ihrem oft vorhandenen Funktionieren als Trennungslinien ganz verschieden pigmentierter und gezeichneter Flügelgebiete muß man dann die weitere Annahme besonderer lokaler Gesetze für den Auslaß des Pigmentes aus den Adern und seine Weiterverbreitung machen, wobei die gelegentlich augenscheinliche völlige Unabhängigkeit der Zeichnungen von dem Aderverlauf ein besonderes vererbtes, von diesem Aderverlauf unabhängiges Verteilungsgesetz involvieren würde, dem sich die Verteilung der Auslaßstellen in den Adern unterordnet.

Gegenüber dieser Schwierigkeit ergibt eine vorurteilsfreie Betrachtung der überraschend regelmäßig bei allen Lepidopteren-typen immer wiederkehrenden Hauptzüge, daß außer der zweifellos vorhandenen, phylogenetisch direkt wichtigsten Beeinflussung der Flügelzeichnung durch die Rippen auch von ganz anderen Faktoren abhängige lokale epigenetische Regulationsvorgänge die Verteilung des Zwischenrippenpigmentes mit Wahrscheinlichkeit bewirken, die sich bei dem komplizierten Zustandekommen des schließlichen Pigments eigentlich von selbst aufdrängen.

Was unseren Vorstellungen von einer wenigstens teilweise epigenetischen Bedingtheit aller komplizierten, speziell auch rhythmisch wiederkehrenden Lokalisationen immer im Wege gestanden hat, war der Mangel an Beobachtungen über rein mechanistische Erzeugen von auffälligen morphologischen Verteilungsphänomenen bei einfachen chemischen Reaktionen. Hier ist mit einem Schlage durch die LIESEGANG'schen Niederschlagsphänomene in Gelen Abhilfe geschaffen worden. Es ist deshalb unumgänglich notwendig, Sie einen kurzen Blick auf einige derartige hier interessierende Erscheinungen tun zu lassen.

Ich beginne mit der Erzeugung von rhythmischen Erscheinungen. Ich gebe dabei hier wie im folgenden die Erscheinungen so, wie

sie sich in den von LIESEGANG erhaltenen Niederschlägen in Gelen ergeben haben. Wie ich bereits oben bemerkte, sind diese Versuche sämtlich von ganz anderen Gesichtspunkten als den hier verfolgten angestellt, so daß wohl jede subjektive Beeinflussung ausgeschlossen erscheint, wie groß auch ihre morphologische Übereinstimmung mit den hier betrachteten natürlichen Objekten sein mag. — Lasse ich zwei Lösungen von aufeinander wirkenden Salzen direkt zusammen treffen, so wird dabei ein amorpher oder kristallinischer Niederschlag entstehen, über dessen räumliche Verteilung und Anordnung aber zunächst noch nichts ausgesagt ist. Bringe ich die eine Lösung vorsichtig als Tropfen in die andere, so entsteht, wie längst bekannt, unter gewissen Verhältnissen allerdings etwas „Morphologisches“,



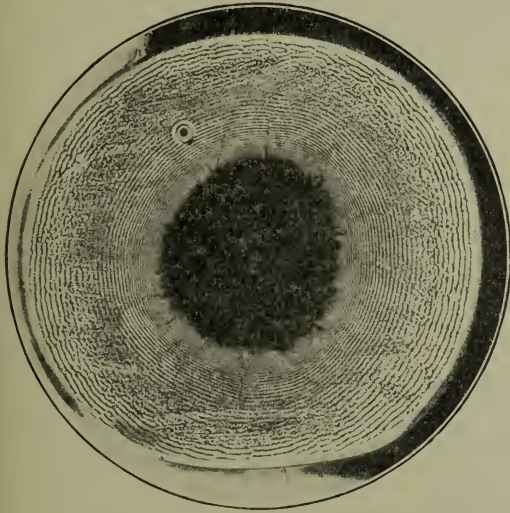
Figur 1.

nämlich eine sogenannte TRAUBE'sche Membran, d. h. eine Niederschlagsmembran an der Grenze zwischen den beiden Flüssigkeiten, welche den freien Austausch der Bestandteile verzögert und den Tropfen sogar wieder unter gewissen Bedingungen, nämlich wenn die osmotische Valenz im Innern der Membran größer ist wie außen, zu einem demonstrativ viel verwendeten, allerdings sehr oberflächlichen Analogon der wachsenden Zelle werden läßt. — Sehr viel bestimmtere Gestaltungen entstehen aber, wenn die beiden verwendeten Salze unter Mitwirkung eines kolloiden Vehikels aufeinander einwirken.

Setzt man z. B. einen Tropfen Silbernitratlösung auf eine frisch gegossene, erstarrte, gechromte Gelatineplatte, so findet im Laufe einer Anzahl von Stunden bzw. Tagen auch hier die chemische Umsetzung unter Entstehung eines braunroten bis schwarzen Silberchromsalzes statt, aber unter höchst auffallenden morphologischen Erscheinungen. Es entstehen nämlich eine größere oder geringere Anzahl Ringe um den ursprünglichen Tropfen herum, welche abwechselnd durch Zonen maximalen und minimalen Niederschlages hervorgerufen sind. Bezüglich der Theorie dieser Erscheinungen möge man die Originalarbeiten einsehen; in dieser kurzen Mitteilung soll darauf nicht eingegangen werden. Diese Ringe sind in Zahl, Breite, Weite der Ausbreitung, selbst gelegentlich in

gestaltlichen Merkmalen fallweise je nach den vorhandenen besonderen Bedingungen außerordentlich verschieden; auf einige dieser Punkte kommen wir gleich weiter unten noch etwas ausführlicher zu sprechen. Wir konstatieren hier nur zunächst das Vorhandensein von Unterschieden an den Figuren 1, 2, 4, 5, die photographisch, also unter voller Wahrung der relativen Proportionen gegeben sind. So vermögen wir ganz allgemein zunächst ganz verschiedene Intervallgrößen zwischen den einzelnen entstehenden

Niederschlagsringen in verschiedenen Fällen zu konstatieren. Dabei ist auch in jedem einzelnen Falle die Größe keines-



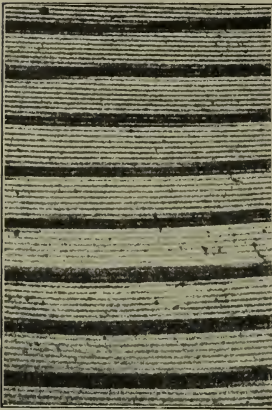
Figur 2.



Figur 3.

wegs konstant; gewöhnlich nehmen die Perioden des Niederschlagsrhythmus vom Zentrum des Ringsystems aus zu, die Figuren 9 u. 10 bilden nur scheinbare Ausnahmen. Daneben kommen Systeme vor, bei denen mediale, intermediäre oder äußere Zonen auch ganz ohne makroskopisch deutliche Ringbildung vorhanden sind. Besonders mit ringfreien medialen, um den aufgesetzten Tropfen unmittelbar gelegenen Zonen haben wir es öfter zu tun, im Zusammenhang mit der nach LIESEGANG unter gewissen Bedingungen regelmäßigen Erscheinung, daß erst nach einem erheblicheren Vordringen peripheriewärts die regelmäßige rhythmische Wirkung deutlich wird (Fig. 3). Endlich können sich auch verschiedene Ringsysteme, zunächst von demselben Zentrum ausgehend, miteinander kombinieren oder miteinander interferieren. Dies z. B. dadurch, daß der makroskopisch gut sichtbare rhythmische Niederschlagsring des Silberchromsalzes kombiniert ist mit sehr viel feineren und dichteren Chlorsilber-

niederschlagsringen (wenn die Gelatine kochsalzhaltig war), die bei gleichem Zentrum gewissermaßen eine feinere Unterteilung der durch die groben Ringe gegebenen Raumeinteilung darstellen (Fig. 4). Denn es gelingt unter gewissen Bedingungen mit sehr verschiedenen Substanzen, unsere rhythmischen Niederschläge zu erhalten und solche verschieden feine Rhythmen wie im vorliegenden Falle zu kombinieren. Die geringe Dickenausdehnung der Gelatine spielt hier durchaus nicht die Rolle eines Hindernisses, läßt vielmehr morphologische Erscheinungen, wie die hier besprochenen, in verschiedenen Etagen übereinander zu, wie aus anderen LIESEGANGSchen Versuchen hervorgeht.



Figur 4.

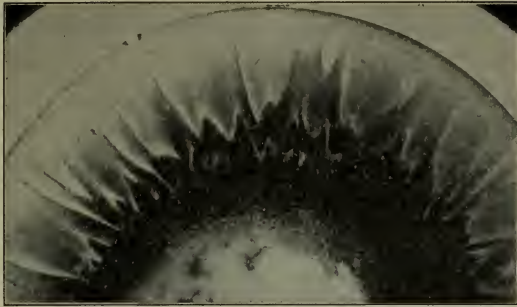
Erwähnten wir vorhin bereits den häufigen weiten Transport der Agentien nach außen, ehe die typische rhythmische Wirkung eintritt (wofür die LIESEGANGSchen Interferenzringe aus phosphorsaurem Kalk ein regelmäßiges und wohl das schönste Beispiel darbieten), so ist davon streng eine andere, zunächst noch merkwürdigere Erscheinung zu unterscheiden, welche durch Fig. 5 illustriert wird, nämlich eine wirk-



Figur 5.

liche Fernwirkung der rhythmischen Niederschläge nach außen bis weit über die Niederschlagsgrenze der wirksamen Substanzen hinaus. Es gelang nämlich LIESEGANG der Nachweis (vgl. Fig. 5), daß auch jenseits dieser Grenze der Wassergehalt bzw. der Bestand

der noch intakten einen Reaktionssubstanz in der Gelatine rhythmische Abstufungen aufweist, die in den Schattierungen („Eichungen“)

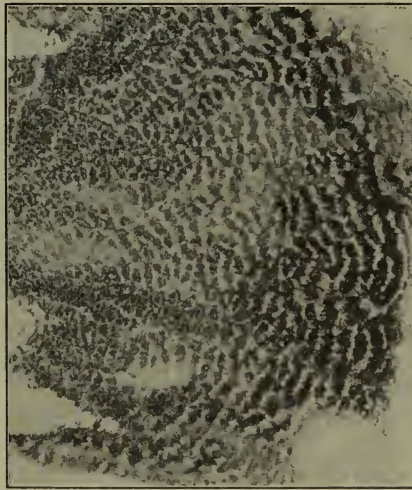


Figur 6.

der Fig. 5 sich ausprägen und die wohl auf rhythmischer Verbrauchsströmung beruhen.

Daß zu dem Zustandekommen der rhythmischen Niederschläge übrigens die ganz rundum geschlossene Ringform nicht erforderlich ist, geht aus sektorweiser Ausbildung der Ringe hervor, wie wir ihr gelegentlich und unter bestimmten Bedingungen weiter unten noch mehrfach begegnen werden (Fig. 15). Bisweilen entstehen durch radiäre, verschieden weit peripheriewärts sich fortpflanzende Störungen namentlich in feinen

Ringsystemen eigentümlich „geflamnte“ Zeichnungen, wofür ich ein sehr schönes Beispiel in einer LIESEGANG'schen Chlorsilberniederschlagsplatte besitze (Fig. 6 u. 28). Eine andere sehr häufige Störung auch der nur ein Zentrum besitzenden Ringsysteme ergibt stellenweise christbaumkettenähnliche



Figur 7.

Zeichnungen nach dem Schema Fig. 16, rechts. Es ist streng genommen nur ein Schritt von diesen zum Verständnis der gelegentlich auch schon bei monozentrischen Ringsystemen auftretenden.

Spiralen, die in sehr verschiedener Form und unter verschiedenen Bedingungen, aber besonders bei gegenseitiger Einwirkung mehrerer Systeme aufeinander zur Beobachtung kommen. Wie leicht überhaupt konzentrisch rhythmische Vorgänge in auffallende andere Zeichnungsarten halbregelmäßiger Art übergeführt werden können, zeigt die Fig. 7, ein Bild einer leicht gestörten konzentrisch rhythmischen Sphäro-Kristallisation (Eisblumen) in mit Ruß versetzter Gelatine (LIESEGANG), welches für zahlreiche Pigmentverteilungen



Figur 8.

auf Schmetterlingsflügeln und am Vogelgefieder interessant sein dürfte. Endlich gelingt es, wie mir scheint, besonders mit sehr kleinen Tropfen, ein Reaktionsbild zu erzeugen, welches statt der vielen scharf konturierten dichten Niederschlagsringe scheinbar nur einige wenige sanft getönte (kolloider Zustand des Salzes statt Ausflockung) breitere Ringe aufweist, die sich teils mit scharfen Konturen gegeneinander oder gegen das Zentrum absetzen, teils auch dabei allmähliche Übergänge und Schattierungen aufweisen, ganz außen endlich feine konzentrische Ringe zeigen (vgl. Fig. 8).

Ganz besonders in dieser letzterwähnten Form der Ringbildung erscheint ein augenfälliges Analogon mit den Augenflecken der Schmetterlinge und mancher Federn (Pfau) gegeben, wenn auch bei diesen natürlichen Bildungen in andern Fällen die zahlreichen schärfer begrenzten Ringe durchaus nicht fehlen. Über die Berechtigung dieses Vergleiches und anderer siehe weiter unten!

Es gibt nämlich noch eine ganze Reihe anderer interessanter morphologischer Erscheinungen, welche für derartige Vergleiche herangezogen werden können, aus den LIESEGANG'schen Versuchen zu berichten!

Bisher sprachen wir von Systemen mit einem runden Erregungszentrum. Man kann ja nun aber auch ebensogut, z. B. im Chromsilbersversuch, das Silbernitrat in Gestalt eines längeren Striches oder beliebiger Linienfiguren dem chromierten Gelatinegrund aufsetzen (Fig. 9). In diesem Falle, den LIESEGANG in seiner „Achattheorie“ ausgiebig verwertet hat, entstehen die rhythmischen Niederschläge in Gestalt von Äquidistantensystemen nach innen und außen von den

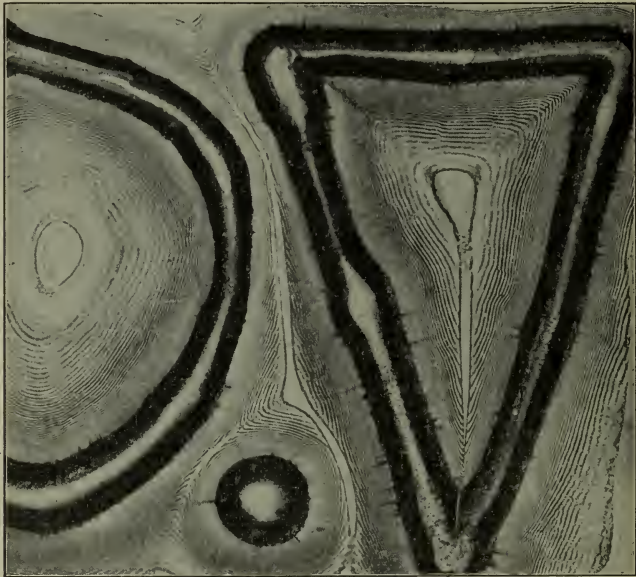
Silbernitratkurven oder Polygonen. Aus diesem Verhalten ergeben sich für unsern Fall zahlreiche und teilweise sehr ins Spezielle gehende morphologische Analogien mit gewissen Bänderzeichnungen, die auf Schmetterlingsflügeln in ähnlicher rhythmischer Wiederholung und mit gesetzmäßigen Farbenänderungen auftreten. Gleichzeitig erhellt aus der Betrachtung der Fig. 10, daß auf diese Weise auch Gelegenheit zur Entstehung von Augenflecken durch zentralwärts gerichtetes Fortschreiten der rhythmischen Niederschläge gegeben



Figur 9.

ist, wie wir solche Entstehung gelegentlich für das natürliche Objekt anzunehmen Veranlassung haben. Unterschreiten dabei die Linien der Silbernitratfigur gewisse Winkelgrenzen, so kommt es unter gewissen Bedingungen zu einer linienförmigen, scharf begrenzten, und eventuell selbst von einem besonderen Niederschlagsaum eingefassten Unterbrechung der zwischen ihnen liegenden Äquidistantensysteme, welche in dem Winkel selbst ihren Anfang nimmt und bei graden Erzeugungs-(Silbernitrat-)Linien gradlinig, bei gekrümmten mit mittlerer Krümmung (vgl. Celerio, Fig. 25 d) verlaufend annähernd die zugehörige Winkelhalbierende darstellt.

Wir kommen auf diese Erscheinung, die in Achaten als sogenannte „Einlässe“ natürlich auftritt, weiter unten noch zurück. Sie bildet u. a. auch eine einfache Analogieerklärung für gewisse recht auffällige Mimikryerscheinungen (stets genaues Hineintreffen des „Blattstiel“-Streifens, z. B. in den Schwanzanhang des Unterflügels, in die scharfe Spitze des Vorderflügels bei *Callima inachis* und anderen Formen (vgl. Fig. 11) usw.). Bei weniger spitzem Vereinigungswinkel der erzeugenden Silbernitratlinien entstehen

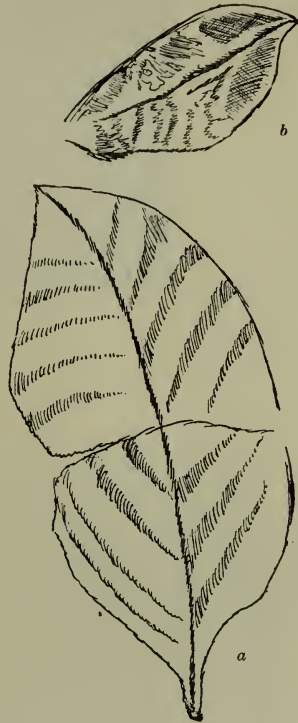


Figur 10.

zwischen ihnen kurvig gekrümmte Äquidistantensysteme, welche für die Entstehung ähnlicher Flügelrandzeichnungen (Gabelschwanz u. v. a.) wichtig erscheinen (vgl. die Fig. 12 u. a.).

Strenggenommen führen diese Erscheinungen unmittelbar zu denjenigen über, welche sich bei der gegenseitigen Beeinflussung zweier oder mehrerer konzentrischer Ringsysteme ergeben. Dabei können im übrigen außerordentlich verschiedene Ergebnisse je nach der Versuchsanordnung erhalten werden. Schon LEDUC hat gezeigt, daß zwischen zwei gleichartigen sich ausbreitenden Tropfen Abstoßungserscheinungen, zwischen zwei aufeinander reagierenden Lösungen im Gegenteil Anziehungsphänomene auftreten. Die LIESEGANG'schen Versuche zeigen außer einer Bestätigung dieses

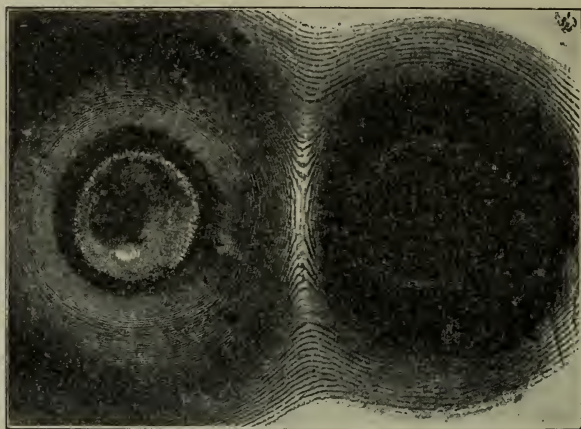
allgemeineren Gesetzes in geeigneten Fällen aber auch noch mehr interessante morphologische Details. Bleiben wir vorläufig beim Silberchromatversuch, und betrachten wir die gegenseitige Einwirkung zweier wie oben erzeugter konzentrischer Ringsysteme aufeinander, so sehen wir selbst unter dieser Einschränkung noch interessante morphologische Verschiedenheiten je nach den jeweiligen materiellen, zeitlichen und Raumverhältnissen eintreten. Die Tropfen sollen zunächst einmal gleich groß und in solcher Entfernung voneinander gleichzeitig aufgesetzt sein, daß erst nach Erzeugung einer größeren Anzahl von Ringsystemen ihre Areae zusammentreffen (Fig. 12): Wir sehen dann, daß normalerweise kein Überschneiden der Ringe eintritt, sondern daß sie zunächst unter schärfer, nachher unter sanfter gekrümmtem Kurvenverlauf, schließlich als Lemniskaten und eventuell selbst gemeinsamen Ellipsen oder Eikurven ineinander übergehen, ganz ähnlich, wie die Kurven auf Achsenbildern zweiachsiger Kristalle, wie denn ja auch in der Tat für beide Erscheinungen offenbar ähnliche mathematisch-physikalische Bedingungen vorliegen. Damit zeigt sich eine auffällige Ähnlichkeit der Form der rhythmischen Niederschläge mit den Niveaulinien in Kraftliniensystemen, auf welche hier noch nicht näher eingegangen werden soll. Jedenfalls ist ein überraschend ähnlicher Linienverlauf (auch die quantitativen Unterschiede ließen sich durch geeignete Versuchsanordnung überbrücken) auf der Unterseite der Hinterflügel von *Katagramma*-Arten zu beobachten. Die Fig. 13 a, b zeigt das wohl besser als viele Worte. Durch reihenweises Nebeneinander von mehreren Zentren unter annähernd gleichen Verhältnissen, wie die eben betrachteten zwei sie aufweisen, erhält man wieder leicht die kombinierten Flecken und Bindenzeichnungen, wie sie sich im Anschluß an multiple Flecke und Augenflecke so häufig in den Flügeln der verschiedensten Schmetterlingsgruppen vorfinden, in weitgehender Analogie aller denkbaren Formen (Fig. 15, 16).



Figur 11.

a Unterseite von *Callima Inachis*.
 b Oberseite des Vorderflügels von
Phylloides conspiciellatus.

Einige besondere Eigenschaften solcher Zeichnungen, die hierbei noch nicht erwähnt sind, ergeben sich gleich etwas weiter unten.



Figur 12.

Gehen wir wieder fürs erste auf die Zweizahl der Erregungszentra zurück, so kann offenbar trotz deren Gleichartigkeit doch

eine sehr verschieden große Intensität der Wirkung oder überhaupt verschiedene Größe des erregenden Tropfens vorhanden sein. Auch die anfängliche

^a Nähe der Tropfen und die Zeit des Aktionsbeginns jedes einzelnen spielt hier eine große Rolle. Aus der Fülle der verschiedenen möglichen Folgen hier

nur einige Beispiele. Die Tropfen sind

^b so nahe, daß sie einfach konfluieren: Umhüllung des so entstehenden oblongen

Zentrums durch gemeinsame Niederschlagskurven, welche nach außen hin

immer mehr der Kreisform sich annähern (schon mathematisch durch das Äquidistantenverhalten gegeben).

^c — Ursprüngliche Tropfenentfernung etwas

größer: Es kommt zwischen den Tropfen

zur Ausbildung einer mehr oder weniger

scharf begrenzten, häufig wie eingeschnitten erscheinenden spindelförmigen,



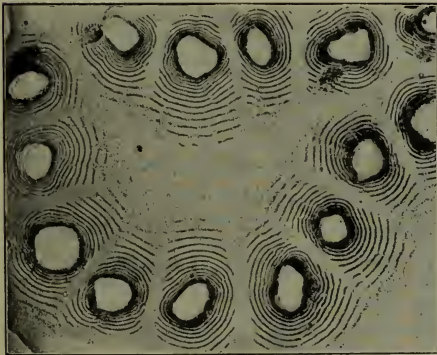
Figur 13.

mit ihrer Längsachse auf der Verbindungslinie der Tropfenzentren senkrechten Trennungszone völliger Niederschlagsfreiheit. (Fig. 14). (Bei mehreren Zentren unter ähnlichen Bedingungen entstehen so ganz scharf voneinander abgegrenzte und je nach Umständen ge-

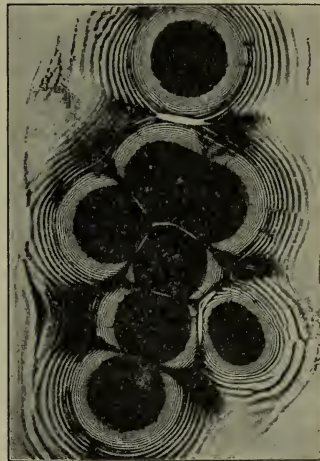


Figur 14.

meinsam oder einzeln (oder beides) rhythmisch umringte polygonale Zentralflecken, eröffnen sich also wiederum zahlreiche neue Möglichkeiten für morphologische Analogien der Entstehung komplizierter Zeichnungen aus verhältnismäßig wenigen und einfachen Bedingungen, um so mehr, als dabei auch die zusammentreffenden Ringe Ketten, Spiralen u. a. m. bilden können (vgl. Fig. 15 u. 16).



Figur 15.



Figur 16.

Die scharfe Trennungszone zwischen gleichartigen Erregungszentren ist eigentlich nur ein besonders prägnanter Ausdruck für eine ganze Gruppe morphologisch und ursächlich verwandter Erscheinungen unter ähnlichen Bedingungen. Hierher gehören die oben erwähnten Einläufe, überhaupt alle linienförmigen nieder-

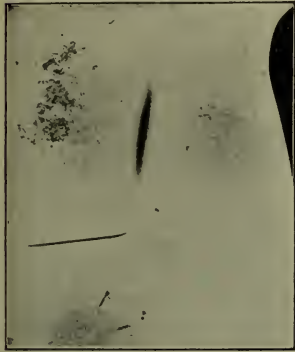
schlagfreien Zonen an der Treffgrenze von progressiven Niederschlagsgebieten (Fig. 9, 10). (So erklären sich die dem Rande der Flügel parallelen oder die ebenso bei den verschiedensten Schmetterlingsformen mit erstaunlicher Regelmäßigkeit immer wieder auftretenden Schrägstreifen aus der Vorderflügelspitze nach der Mitte des Hinterrandes (Innenrandes, vgl. unten), und die analogen Streifungen der Hinterflügel. Die morphologische Analogie mit den LIESEGANG'schen Niederschlägen in Colloiden läßt sie nach Form und Lage eben einfach als eine Funktion von Lage und gegenseitiger Wirkungsweise der Erregungszentren auffassen, die ihrerseits durch die Flügelform und den Aderverlauf (einen phylogenetischen Faktor also) weitgehend bestimmt sind, vgl. unten. Bei aufeinander reagierenden, nicht gleichartigen Zentren können sie statt durch Linien heller oder geringer Pigmentierung im Gegenteil durch solche intensiver Pigmentierung vertreten sein, vgl. unten.)

Ist ein ganz kleines gleichartiges Erregungszentrum innerhalb eines Gebietes konzentrischer Niederschläge vorhanden, so erreichen es die Niederschläge nicht, sondern es zeigt sich von einem eigenen hellen, niederschlagsfreien, kreisförmigen Hof umgeben. Die großen Niederschlagskreise zeigen sich durch diesen lokal unterbrochen. Bisweilen umgibt den hellen Hof eine mit ihnen zusammenhängende schmale Zone dichten Niederschlages (Fig. 2 u. 9). (Man denkt hierbei unwillkürlich an die zahllosen Beispiele von Augenflecken, welche sich von einer gleich gefärbten Umgebung durch eine helle Linie scharf absetzen, die ihrerseits auch durch eine besonders intensiv pigmentierte noch wieder abgesetzt sein kann.)

Setzt man statt des kleinen Zentrums in einem Gebiet konzentrischer Verbreitung einen radiären Strich gleichartiger Beschaffenheit mit dem andern Zentrum, so entstehen Verhältnisse wie am Rande vieler Tagfalterflügel, an dem sich pigmentierte Rippen durch helle oder gar durchsichtige Zwischenzonen von dem gleich pigmentierten Zwischenrippengebiet absetzen, wofür sich beliebig viele schöne Beispiele anführen lassen (besonders schöne bieten die großen Papilioniden, besonders auch Ornithopteren) (Fig. 31). Auch hier ist eine Art Prohibitiv- oder Hofbildungswirkung zwischen den gleichartigen Reaktionsgebieten anscheinend vorhanden.

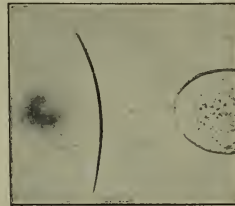
Sehen wir uns nun die Verhältnisse bei positiv aufeinander reagierenden multiplen Diffusionszentren an. Wir brauchen dazu nur die aufeinander reagierenden Lösungen, das Silbernitrat einerseits, das Chromsalz oder das Chlornatrium andererseits in getrennten

Tropfen auf eine gewöhnliche Gelatineplatte aufzusetzen. (Genau so könnten wir nach LIESEGANG'schem Vorgange beliebig andere aufeinander mit Niederschlagsbildung reagierende Substanzen verwenden.) Wir sehen dann an der Stelle des Zusammentreffens der beiden in der Gelatine weiter diffundierenden Lösungen den ersten Niederschlag auftreten, natürlich am weitesten entfernt von dem mit der schnell diffundierenden Lösung ausgestatteten Zentrum. Je nach Art des Versuches kommt es jetzt zu einer feinen scharfen



Figur 17.

Linie, gerade (Fig. 17) bei gleicher Größe der Zentren und gleicher Diffusionsgeschwindigkeit oder konkav gekrümmt (Fig. 18) gegen die intensiver vorschreitende Substanz hin, oder es entstehen spindelförmige (Fig. 17, 19) scharf umgrenzte Niederschlagsgebiete mit gleich oder nach der weniger intensiven Seite stärker gekrümmten

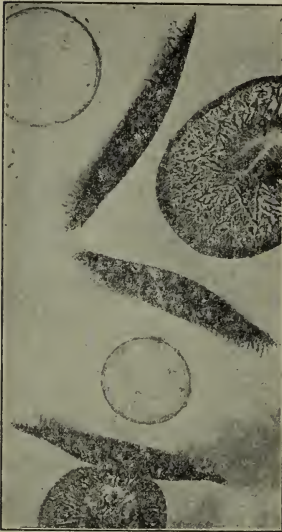


Figur 18.

Grenzen, oder auch hier entstehen durch rhythmischen Niederschlag Ringe oder doch rhythmisch sich wiederholende, oft anastomosierende Linien mit wechselnden Krümmungsverhältnissen, immerhin aber überwiegender Konkavität nach dem intensiver wirksamen Diffusionszentrum hin (Fig. 20). (Es erhellt, daß auch in diesem Verhalten eine Reihe Möglichkeiten für eine einfachere Erklärung gewisser Flügelzeichnungen enthalten sind, für die oben bereits erwähnte Entstehung scharfer, intensiv pigmentierter Linien zwischen verschiedenen Flügelgebieten, für deren häufig zu beobachtende rhythmische Wiederholung, für ihre scharfe Lokalisation usw.).

Durch multiple Verwendung und durch Kombination aller der hier herausgegriffenen, rein mechanistisch zu erzeugenden morphologischen Vorgänge, auf die ich in der ausführlichen Veröffentlichung noch etwas weiter einzugehen beabsichtige, ist es nun, wie mir eine Durchsicht eines möglichst vielseitigen Lepidopterenmaterials gezeigt hat, mit leichter Mühe möglich, zu einem mehr generellen Verständnis der auf den ersten Blick so unendlich erscheinenden Mannigfaltigkeit in der Färbung und Zeichnung zu gelangen. Ich glaube sogar mit einer gewissen Berechtigung, nicht unerhebliche

Erleichterungen für die Systematik aus meiner Auffassung erwarten zu dürfen, da sie unter Umständen gestattet, die wichtigeren phylogenetischen Merkmale von den unwichtigeren sekundären Erscheinungen der speziellen Form, der Art, des Geschlechts, des Individuums, der Ober- und Unterseite usw. zu trennen. Es kann mir aber bei der Kürze der verfügbaren Zeit billig nicht zugemutet werden, schon heute hierauf, wie auf viele andere sich aufdrängende neue Gesichtspunkte näher einzu-



Figur 19.



Figur 20.

gehen. Nur zweierlei möchte ich schon heute erreichen: erstens Ihre Überzeugung von der Berechtigung, den von mir angeregten Gesichtspunkt mechanistischer Bedingtheit komplizierter Lokalisationen auf den Schmetterlingsflügel gerade anzuwenden, zweitens aber einen wenigstens unvollkommenen Begriff von der Erleichterung des Verständnisses selbst sehr komplizierter Zeichnungen durch die Annahme analoger Reaktionvorgänge bei der Pigmenterzeugung und Verteilung im natürlichen Objekt zu geben. Speziell ergibt sich eine erheblich einfachere Vorstellungsmöglichkeit für das Zustandekommen der so viel umstrittenen Mimikryerscheinungen.

Zur Zeit der Entstehung der Flügelzeichnung, also während der Puppenruhe, stellt der Schmetterlingsflügel in letzter Linie eine dünne Lage von Colloiden zwischen zwei wohl im wesentlichen

als indifferent anzusehenden Chitinplatten dar. Die Zellgrenzen spielen, was auffällig erscheinen könnte, für unsere Betrachtung keine Rolle. Ja, es ist sogar eine diesbezügliche falsche Fragestellung, welche uns bisher verhindert hat, bei der Lösung des Pigmentlokalisationsproblems weiter zu kommen. Die Sache liegt so: Solange wir nach einem Hintransportieren des fertigen Pigmentes an den ihm durch die typische Artzeichnung vorgeschriebenen Ort oder nach seiner Entstehung an diesem Orte selber fragen, legen wir dieser Frage schon eine durch neuere Untersuchungen als einseitig und unrichtig nachgewiesene Voraussetzung zugrunde, nämlich die Annahme zeitlich getrennter Entstehungs- und Lokalisationsfaktoren für das verwendete Pigment. Das hat die weitere Annahme außerordentlich spezialisierter Lokalisationsfaktoren zur unabweisbar nötigen Folge, die zudem bei ganz nahe verwandten Arten ganz erheblich wechseln müßten. Das gilt nicht nur vom Schmetterlingsflügel, sondern auch von der Zeichnung der Haare und Haartiere, der Federn, der Conchylienschalen, der Fischhäute u. v. a. m.¹⁾ Nach den Erfahrungen der neueren chemischen Untersuchungen über das Zustandekommen der Pigmente und an der Hand der LIESEGANG'schen Niederschlagserscheinungen in Colloiden dürfen wir aber aus der Erkenntnis der mehrfachen Pigmentfaktoren und der Betrachtung sehr auffallender mechanistischer Lokalisierungserscheinungen von Niederschlägen in Gelen mit Sicherheit soviel aussprechen, daß verhältnismäßig wenige phylogenetisch bedingte Voraussetzungen für die Entstehungs- bzw. Abgabe- oder Aufnahmestellen von Chromogen, Oxydase und Sauerstoff sowie bezüglich der Quantität der drei und der Qualität der beiden ersten Faktoren genügen, um durch gegenseitige Beeinflussung der verschiedenen Erregungszentra in der Art der oben geschilderten Vorgänge in den LIESEGANG'schen Platten selbst sehr komplizierte Zeichnungen gewissermaßen automatisch zustandekommen zu lassen. Vorher mußten wir notgedrungen eine erbliche Rollenverteilung an die einzelnen Zellen für die Zeichnungsentstehung annehmen; diese unvorstellbare Annahme ist jetzt weder nötig noch möglich; es sind von Zellgrenzen unabhängige Bahnen und Verhältnisse, welche die Pigmentfaktorenverteilung besorgen: die Lage zu den Adern und deren Abgabestellen, die Zugänglichkeit für Sauerstoff, die relativen Entfernungen der Erregungszentren usw. usw. Es ist ja

¹⁾ Die Zeichnungen der Haare und Federn will Herr cand. phil. KNIESCHE hier auf meine Veranlassung noch näher unter ähnlichen Gesichtspunkten untersuchen.

auch schon früheren Untersuchern aufgefallen, daß bald mehr, bald weniger Zellen sich an der Bildung eines bestimmten Fleckchens beteiligen!! Wie befriedigend einfach aber wird erst die Auffassung der oft auf den ersten Blick großen Artunterschiede, die sich jetzt ohne Annahme vieler differenter Lokalisationsfaktoren einfach durch geringe quantitative Variationen der der ganzen Verwandtschaft eigentümlichen Bedingungen: Zahl und Lage, wahrscheinlich auch zeitliches Verhältnis im Inaktiontreten der verschiedenen Zentra, geringe qualitative und quantitative Differenzen der abgegebenen Pigmentfaktoren und des aufgenommenen Oxydationsmittels, erklärt. Es ist ohne weiteres klar, daß sich auch neue wichtige Gesichtspunkte für die Variationen und Aberrationen, sowohl natürlich vorkommende wie künstlich erzeugte ergeben, auch hier unter erheblicher Vereinfachung unserer Vorstellungen von ihrem Zustandekommen (Empfindlichkeit der LIESEGANG'schen Plattenphänomene gegen Temperatur u. a.). Überhaupt scheinen sich durch die hier vorgetragene Auffassung dem Experiment aussichtsvolle neue Bahnen zu eröffnen und ich hoffe zuversichtlich, daß dieselben alsbald zur Klärung mancher nach der alten Auffassung bisher bestehender Widersprüche führen werden.

Empfinden wir so die Befreiung von der Vorstellung einer Zelltätigkeit mit verteilten Rollen als Erleichterung, so bedarf es andererseits bei der mosaikartigen Zusammensetzung des definitiven Zeichnungsbildes aus den zellwertigen einzelnen Schuppen noch einer Vorstellungsmöglichkeit für das Zustandekommen des fast ausschließlichen Beherbergens des fertigen Pigmentes seitens dieser. Ich stehe nicht an, auch dafür physikalisch-chemische Gesichtspunkte mindestens mitverantwortlich zu machen. Es hat sich bei vielen Gelegenheiten bei den hier verwerteten und anderen LIESEGANG'schen Versuchen gezeigt, daß schmale Spalten und bei dreidimensionalen Versuchen die Kanten der Versuchskörper die Stellen ersten Reaktionseintrittes und besonders intensiver Reaktion sind. In unserm Falle dürfte bestimmend hinzukommen, daß ja die Verteilung in die platten, durch ihre Skulptur eine ganz enorme Aufnahmeoberfläche für den Sauerstoff darbietenden Schuppen, die sich ja auch in anderen Insektengruppen als bevorzugte Träger von Pigmentierungen darstellen, eine sehr befriedigende Erklärung für die nach VAN BEMMELEN kurz vor dem Ausschlüpfen eintretende „Entwicklung“ des jedenfalls schon vorher latent vorhandenen sekundären Teils der Flügelzeichnung darstellt. Sehr interessant erscheint mir für die Vorstellung von der Bedeutungslosigkeit der

Zellgrenzen auch das von demselben beobachtete „Abfärben“ der Flügelzeichnung auf die Puppenhülle. Auf alles das soll in der ausführlichen Veröffentlichung noch näher eingegangen werden. Jedenfalls ist auch die Skulptur der Schuppen, die sich übrigens, wieder in Anlehnung an andere von LIESEGANG im Anschluß an Eintrocknungserscheinungen von Colloiden beobachtete Erscheinungen, auch sehr einfach als eine Schrumpfungsercheinung¹⁾ erklären läßt, wichtig als Ausdruck einer enormen Oberflächenvergrößerung des Flügels, wie schon die Härchen- und Schuppenbildungen überhaupt — und Härchen und Schuppen stellen ja, z. B. auch in der den Lepidopteren in Schönheit der Flügelfärbung und Zeichnung vielfach nahekommenden Gruppe der Zikaden, die Hauptträger der Pigmente dar. Hierin liegt gleichzeitig ein weiteres wichtiges Moment für das Verständnis der teilweisen Unabhängigkeit der Ober- und Unterseite!



Figur 21.

Bleibt noch die Anführung einiger weniger Stichproben zur besseren Erläuterung, wie ich mir beim natürlichen Objekt den Vorgang der Pigmentverteilung etwa vorstelle. Wählen wir zunächst eine Gruppe, bei der die phylogenetisch gegebenen Zentren für die Zeichnung recht deutlich sind! Also z. B. gewisse Pieridenarten. Wir können hier eine ganze Stufenleiter aufstellen. Neben solchen, welche rein weiße Flügelflächen und Adern aufweisen, gibt es da Arten, wie unsern Baumweißling, bei denen die Pigmentierung die Adern nicht wesentlich überschreitet, dann finden wir bei *Delias* z. B. Arten, bei denen, von den Adern offenbar ausgegangen, am äußersten Flügelrande sich Ansammlungen schwarzen Pigmentes zeigen (Fig. 22a), dann gibt es welche (*Delias hierta*), bei denen außer den Rand-

¹⁾ Es erscheint im übrigen als durchaus nicht ausgeschlossen, daß gewisse feine Zeichnungen, namentlich bei Geometriden, auch direkt mit den überhaupt morphologisch sehr interessanten Eintrocknungserscheinungen von Colloiden zwischen zwei undurchlässigen Deckplatten zu tun haben. Einen kleinen Ausschnitt einer derartigen LIESEGANG'schen Doppelplatte zeigt Fig. 21. Die größeren schwarzen Linien sind Silberchromat-Niederschläge. Auch Interferenzfarben werden in allen Stufen der Reinheit gelegentlich durch Eintrocknen erzeugt!

erregungen noch eine die äußerste Vorderflüglecke abschneidende Reihe von Ausgangszentren schwarzen Pigmentes an den Randadern zu sehen ist (Fig. 22 b). Hier treten bereits Erscheinungen auf, welche eine auffällige Analogie mit den LIESEGGANG'schen Platten verraten. Die schwarzen Pigmentanhäufungen, welche von benachbarten Rippen ausgehen, vereinigen sich nämlich nicht ohne weiteres, sondern genaueres Hinsehen zeigt, daß zwischen je zweien von ihnen und von den sich viel weiter an den Rippen entlang erstreckenden



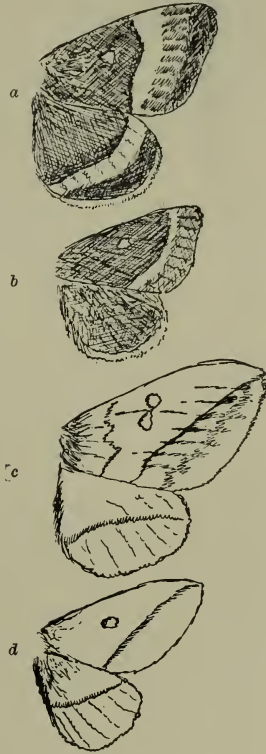
Figur 22.

weniger auffälligen feineren Verteilungen von schwarzem Pigment, also immer als Grenze zwischen dem zu je einer Ader gehörigen Pigmentgebiet und dem zur benachbarten gehörigen, eine feine unpigmentierte Linie übrig geblieben ist, analog den Trennungslinien zwischen Gebieten gleicher chemischer Reaktion. Aber eine weitere Analogie besteht auch darin, daß diese Linie um so schwächer ausgeprägt erscheint, je schwächer und diffuser die ursprüngliche Pigment„emanation“ stattfindet. Mit der zunehmenden Intensität und Ausbreitung der Pigmentzentren fließen diese allerdings (*Delias Descombesii*, Weibchen, Vorderflügel) gerade so zusammen, wie in zu großer Nähe aufgesetzte Tropfen gleicher Reaktion dies auch tun, allein auch hier grenzen sich die zeitlich verschieden spät auf-

tretenden Zentrenreihen (es kommen noch Zentren nach der Flügelwurzel hin und nahe dem Vorderrande hinzu) durch weiße Binden zunächst noch voneinander ab (Fig. 22 c), die in ihrer hartnäckigen Persistenz (und durchaus nicht nur bei *Pieris*-Arten) schon einer oberflächlichen Betrachtung die Lage der Hauptverteilungszentren für die Pigmentierung verraten. Derartige durch die vererbte Lage der Hauptpigmentierungszentren und durch die gegenseitige Reaktion von deren „Emanationen“ entstehende Binden zeigen sich besonders häufig in folgenden Formen, und zwar bei Arten aller Schmetterlingsgruppen immer wieder: 1. eine dem Rande im wesentlichen parallele Binde, entstanden durch Reaktion des großen kombinierten Randzentrums auf das ihm entgegen diffundierende kombinierte Flügelflächenzentrum (Fig. 23 a, b), 2. eine die Vorderflügelspitze ab-

schneidende, nach dieser zu häufig etwas konvexe Schrägbinde als Trennungsgebiet der aufeinander reagierenden Flügelspitzen- und Randadernmittenzentren (z. B. *Danais*), 3. eine Binde, welche das Vorderrandgebiet enger oder weiter von der Vorderflügelspitze bis zur Flügelwurzel in nach hinten mehr oder weniger weit ausbiegendem Verlauf von dem übrigen Flügelgebiet abgrenzt. Sie stellt das Reaktionstrennungsgebiet zwischen dem (kombinierten) Vorderrandzentrum und den übrigen Flügelzentren dar (vgl. Fig. 24). Hierzu ist zu erinnern, daß bei den meisten Schmetterlingen sehr deutlich nach Aneignung unserer Auffassung ein entsprechendes Vorderrandgebiet in seinen Zeichnungsgesetzen sich von der übrigen Flügelfläche abhebt, teils mit, teils ohne Einschluß der häufig autonomen Mittelzelle, entsprechend einem Innengebiet des Hinterflügels, das aber häufig nicht so deutlich ist. Diese Gebietstrennung ergibt häufig einen deutlichen Knick in allen sie kreuzenden Binden und sonstigen Zeichnungen (z. B. an den medialen Vorderflügelquerbinden vieler Saturniden). 4. mehr median gelegene Querbinden als Trennungsreaktionen von der Flügelwurzel näher gelegenen, reihenweise kombinierten Pigmentierungszentren gegenüber weiter lateral gelegenen. 5. die von der Wurzel des Hinterflügels in konzentrischer Anordnung und wechselnder Anzahl als Reaktionen gegen Randzentren und umgekehrt vorkommenden Binden.

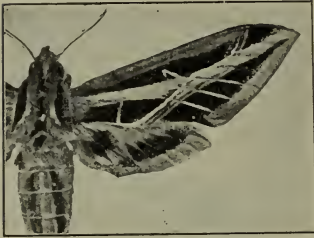
Durch wechselnde Ausbildung der Einzelzentren entstehen daraus unzählige lokale Einzelheiten, die hier übergangen werden. Nur eine gesetzmäßige Abänderung soll wegen ihrer universellen Verbreitung gleich abgeleitet und der obigen Aufzählung als sechstens angegliedert werden: die bereits oben erwähnten häufigen Schrägstreifen aus der Flügelspitze nach etwa der Mitte des Hinterlandes der Vorderflügel und ein analoger Streif des Hinterflügels (Schema: *Gastropacha Potatoria*) (Fig. 23 c, d). Hier liegt eine Reaktion von Vorderrandzentrum auf Randzentrum bei der Schwärmer-



Figur 23.

- a *Bombyx Quercus*.
 b *trifolii*.
 c *potatoria*.
 d *Clisiocampa americana*.

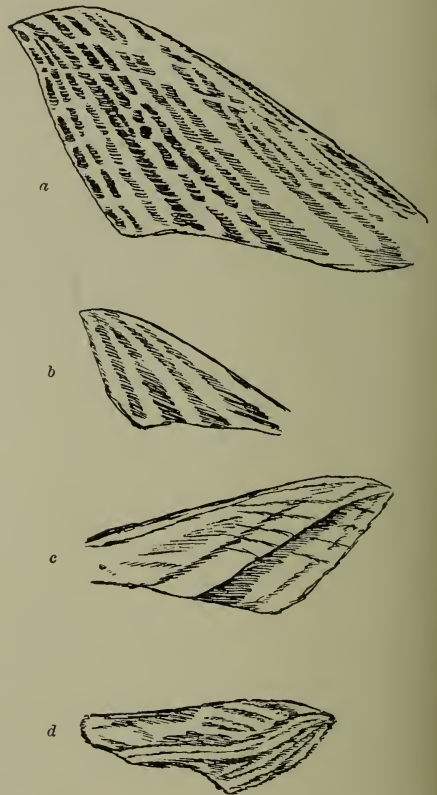
flügelform (Fig. 25), bei anderen gelegentlich wohl auch eine Reaktion zwischen kombinierten Vorderrand- und Wurzelgebieten einerseits und (ev. nach hinten verstärkten) Randgebieten andererseits vor. Alle diese Binden können als Pigmentierungsdefekte oder als Pigmentierungsverstärkungen auftreten, je nach der Art der sie erzeugenden Reaktionen (vgl. oben). Sie können endlich mehrfach auftreten, entweder nach Analogie der rhythmischen Niederschläge oder als rhythmische Fernwirkungserscheinung



Figur 24.

(vgl. oben) (Fig. 5, 12, 25 a). Wellungen, Zackungen, Biegungen und Knicke erklären sich teils aus Flügelflächen-Spannungserscheinungen (nach Art des Regenschirmbezuges), teilweise aus gegenseitiger Beeinflussung der teils lineären, teils punktförmigen Einzelzentren (vgl. oben).

Sehr lehrreich ist ein Blick auf den Vorderflügel von *Dupo fasciatus* (Fig. 24). Wir erkennen hier gleichzeitig die Wirkung der verschiedenen Gebiete aufeinander in mehreren sich gegenseitig und den Vorderflügel durchkreuzenden Streifen. Da ist das Vorderrandgebiet gegen den ganzen übrigen Flügel durch einen bogenförmigen nach hinten konvexen Streifen abgesetzt, der sich spitzwinklig mit einem andern kreuzt, welcher letzterer die Trennungszone zwischen Flügelfläche und Seitenrand darstellt, übrigens durch die mehrfache Anlage gut charakterisiert ist, während sein hinterer Abschnitt plus dem



Figur 25.

- a Vorderflügeloberseite einer *Chaerocampa* sp.? (Brasilien) aus eigener Sammlung.
 b *Elpenor*, Vorderflügeloberseite.
 c *Alecto*, Vorderflügeloberseite.
 d *Celerio*, Vorderflügeloberseite.

Spitzenteil des vorigen dem bei vielen Schwärmern so auffallend ausgeprägten und auch oft verdoppelten und rhythmisch wiederholten oben charakterisierten Schrägstreif (vgl. Fig. 25) entspricht. Dazu kommt ein Teil der als Trennungstreifen hell gebliebenen Rippen u. a. m., so daß hier fast alle typischen Pigmentzentra in ihren gegenseitigen Wirkungen manifest werden. Ein weiteres, sehr reines Beispiel für die gelegentlich linienscharfe Absetzung der verschiedenen Flügelgebiete gegeneinander zeigt (Fig. 26) (*Philampelus Labruscae*) am Vorderflügel.



Figur 26.

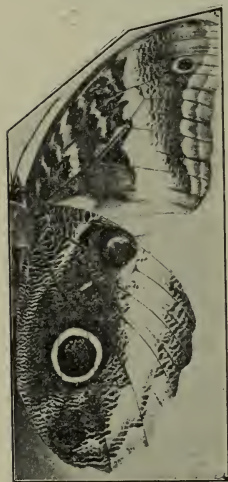
Recht gut charakterisiert ist das Wirken der automatisch entstehenden Trennungen zwischen Pigmentverbreitungsgebieten gleicher Art durch das Vorderrandgebiet der Vorderflügel vieler Papilionen. Ich greife hier *Papilio Polycestes*, ein Mitglied der afrikanischen Ginsterfauna, hellgrüne Unterfarbe mit schwarzer Zeichnung, heraus (Fig. 27b). Auf den ersten Blick scheint das Vorderrandgebiet des Vorderflügels ein gutes Beispiel für die rhythmische Pigmentverbreitung zu sein. Bei genauerem Zusehen kommt man aber zu der Überzeugung, daß hier vielmehr eine Anzahl Pigmentverbreitungszentren an den Rippen nahe dem Vorderrande gelegen sind, welche sich durch scharfe Trennungsgebiete gegenseitig in ihrer Verbreitung parallel zum Vorderrande beschränkt haben. Auch die Gestalt der hellen Streifen zwischen den schwarzen Quadraten entspricht dieser Auffassung. Ganz in derselben Weise dürften sich in der ganzen Gruppe der Arctiiden die Absetzungen der Flecke gegeneinander vollziehen. Dafür spricht der Gang der hier vorkommenden Variationen bei ein und derselben Art.



Figur 27.

Es ist nun sehr interessant, daß wirklich rhythmische Pigmentverteilungen bei den Papilioniden auch deutlich vorhanden sind, sowohl feine wie grobe rhythmische Zeichnungen kommen vor. Ohne Beigabe von photographischen Abbildungen, die erst in der ausführlichen Publikation folgen sollen, hat ein näheres Eingehen

hierauf nicht viel Zweck. Ich verweise nur auf die Flügelwurzelgebiete von *Pap. Demoleon*, auf den rhythmisch quergestreiften Vorderrand vieler anderer, auf die auch in vielen anderen Beziehungen interessierenden Unterseiten vieler *Caligo*-Arten, welche gezackte Flammungen, ungestörte und gestörte rhythmische Pigmentierungen, durch hellen scharfen Streif von der identisch pigmentierten Umgebung abgesetzte Augenflecke u. a. m. aufweisen (Fig. 28). Eine andere Gruppe, die Nyctalemoniden und Uraniden, aber auch sonst viele Geometriden, weisen (*N. Menötios*, *Patroclus* usw., *U. fulgens*, *Leilus* u. a.) (Fig. 29) bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite



Figur 28.

Caligo Achilles. Unterseite.



Figur 29.

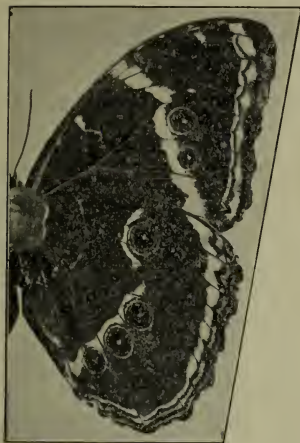
a *Urania Leilus*. Unterseite.

b *Nyctalemon Patroclus*. Unterseite.

schöner ausgeprägt, die schönsten feineren und gröberen Pigmentverteilungen rhythmischer Art auf, vgl. auch *Ophideres*. Auch mehrere Rhythmen übereinander kommen vor. Man vergleiche hierzu auch die abwechselnd längeren und kürzeren Streifen am Vorderrand der Vorderflügel von *Papilio Machaon* (Fig. 27 a), die abwechselnd roten und schwarzen von *Rumina*.

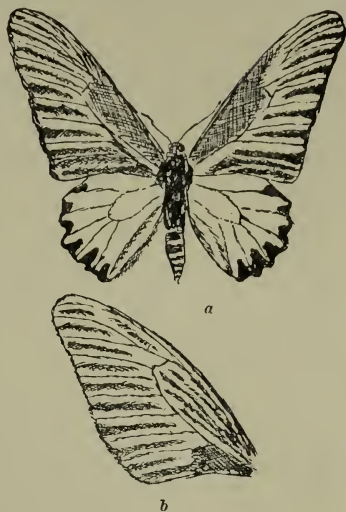
Während die Unterseite der Morphoniden sehr hübsche Beispiele rhythmischer Wiederholungen der Zeichnung von Binden und Augenflecken aus darbietet, wobei der Gang der Pigmentierung vom Zentrum der Augenflecken aus und von dem Hauptstrich der Randbinden aus ein analoger zu sein pflegt und so sehr hübsche Einzelbeweise für die Richtigkeit unserer Auffassung darbietet (vgl. Fig. 30),

zeigen viele Papilioniden und *Ornithoptera*-Arten zwischen den Adern der Vorderflügel und dem mit ihnen gleich pigmentierten Zwischenadergebiete hellere (*Memnon*) oder



Figur 30.

Morpho Helenor. Unterseite.

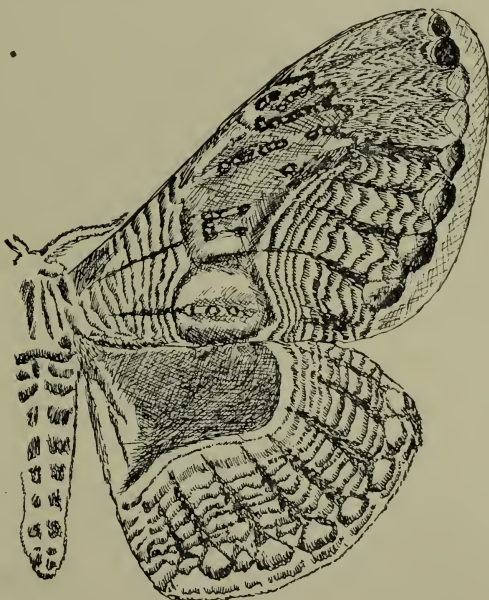


Figur 31.

a *Ornithoptera Rhadamanthus* ♂.
b Vorderflügel von *Papilio Memnon* ♀.

selbst durchsichtige Höfe oder Trennungszonen, welche darauf hindeuten, daß eine diffuse Verbreitung mindestens des einen Pigmentfaktors vorher stattgefunden hat und bei der definitiven Pigmenterzeugung sich Adern und Zwischenadergebiete als Gebiete gleicher Reaktion voneinander durch Trennungszonen abgeschieden haben (vgl. Fig. 31, ferner die durchsichtigen oder wenigstens pigmentarmen Binden der Attaciden). Auch hierauf, als auf eine überaus verbreitete Erscheinung, soll später ausführlich eingegangen werden.

Wenn man aber die verschiedenen Möglichkeiten



Figur 32.

Oberseite von *Brahmaea Wittei*.

der Pigmentverbreitung und ihre gegenseitigen Regulationen möglichst alle beisammen haben will, dann empfehle ich *Brahmüa*-Arten zum Studium der hier angeschnittenen Frage (Fig. 32). Man trifft da sowohl von der Flügelwurzel, wie vom Rande aus rhythmische Pigmentverbreitungen, die sich voneinander und von den auch vorhandenen diffusen durch scharfe helle Trennungszonen absetzen, man kann vom Rande her die Zusammensetzung der Randfleckenzentren zu achatartigen Zeichnungen studieren, wie im Schema, man kann sehr deutliche Auslässe aus den Adern beobachten, die noch nicht weit genug vorgedrungen sind, um miteinander und mit anderen Gebieten zu interferieren u. a. m. Ich muß auch hier bezüglich der sehr interessanten Einzelheiten auf die ausführliche Abhandlung verweisen.

Für den Zweck, den ich heute ja nur verfolgen kann, den von mir neu aufgestellten Gesichtspunkt überhaupt in rohen Umrissen zu definieren, wird hoffentlich das Vorstehende genügen. Ich hoffe auch, daß die privaten und die Demonstrationen im Institut wenigstens einen Teil der am Kongreß Anwesenden überzeugt haben werden, daß sich hier eine aussichtsvolle neue Fragestellung für die epigenetische Inangriffnahme des bisher so ausschließlich der „Vererbung“ anheimgefallenen Lokalisationsproblems eröffnet. Ich möchte noch ausdrücklich zum Schluß betonen, daß ich mir die Angelegenheit nicht ganz so einfach und vor allem nicht so grob mechanistisch vorstelle, wie ich sie bei der Kürze der Zeit, und um überhaupt erst einmal den neuen Gedankengang einzuführen, heute darstellen mußte. Es lassen sich sehr vielfache Komplikationen noch denken, ohne daß das eigentliche Wesen des hier vertretenen Prinzips dadurch verändert zu werden braucht.

Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 29. Mai, 9—1 Uhr.

Nach einigen geschäftlichen Mitteilungen verlas der Schriftführer folgende Berichte des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. Dr. F. E. SCHULZE, und des Delegierten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Herrn Prof. KRAEPELIN, über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Zweite Sitzung 150-204](#)