

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste	3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung	4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen	5
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Revisoren	11
Referat des Herrn Prof. Hartmann: Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungs- problem	15
Vortrag des Herrn Dr. v. Frisch: Versuche zum Nachweise des Farben- sinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren	50
Vortrag des Herrn Dr. Voss: Experimentelle Untersuchungen über den Flügelschlag und den Flug der Insekten	59
Vortrag des Herrn Prof. Guenther: Gedanken zur Deszendenztheorie	91
Vortrag des Herrn Prof. Plate: Übersicht über zoologische Studien auf Ceylon (nur Titel)	112
Demonstration des Herrn Prof. Plate: Ceylonische Vögel	113
Demonstration des Herrn Prof. Rhumbler: Trajektorien-Modell	113
Wahl eines Delegierten für den Ausschuß für den mathematischen und naturwissenschaftlichen Unterricht	120
Wahl des nächsten Versammlungsortes	120
Bericht des Herausgebers des „Tierreichs“, Herrn Prof. F. E. Schulze	121
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Reduktion und Wiederauffrischung	122
Vortrag des Herrn Dr. Thienemann: Die Notwendigkeit der Begründung eines Instituts für die Hydrobiologie der Binnengewässer	145
Vortrag des Herrn Prof. Lohmann: Über die Appendicularien der Tief- see-Expedition	157
Vortrag des Herrn Prof. Hoffmann: Die embryonalen Vorgänge bei Strepsipteren	192
Vortrag des Herrn Prof. Spemann: Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen	216
Vortrag des Herrn Prof. Reibisch: Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee Demonstration des Herrn Prof. Spemann: Präparate betr. Linsen- regeneration	221
Demonstration des Herrn Prof. Hartmann: Kernteilungszentren bei ver- schiedenen Protisten-Gruppen (nur Titel)	235
Demonstration des Herrn Dr. Kühn: Mikrophotogramme von Amöben- teilungen (nur Titel)	236
Vortrag des Herrn Prof. Schleip: Die Entwicklung zentrifugierter Clep- sine-Eier	236
Bericht der Rechnungsrevisoren	253
Vortrag des Herrn Dr. Stendell: Zur Kenntnis der Mormyriden	254
Demonstration des Herrn Prof. Woltereck: Erläuterung experimentell ver- änderter Daphnienrassen und einiger Formenreihen und Formextreme bei Cladoceren (nur Titel)	261
Vortrag des Herrn Dr. Kühn: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen	262
Vortrag des Herrn Prof. Steinmann: Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische	278
Vortrag des Herrn Prof. Gerhardt: Über die Ösophaguspapillen von Ichthyococcus ovatus	290
Vortrag des Herrn Dr. v. Kemnitz: Untersuchungen über den Stoff- wechsel der Larven von <i>Gastrophilus equi</i>	294
Vortrag des Herrn Dr. Becher: Über statische Strukturen und kirstall- optische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts	307
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über die Entwicklung des Schildkröten- panzers (nur Titel)	327
Statuten der Gesellschaft	328
Mitgliederverzeichnis	332

3. Bericht des Herausgebers des Tierreichs.

4. Vorträge der Herren Dr. SCHAXEL, Dr. THIENEMANN, Prof. LOHMANN, Prof. HOFFMANN, Prof. SPEMANN.

Nachmittags 3—5 ½ Uhr: Vierte Sitzung.

Vorträge der Herren Prof. REIBISCH, Demonstrationen der Herren Prof. SPEMANN, Prof. HARTMANN, Dr. KÜHN, Vortrag des Herrn Prof. SCHLEIP.

Demonstrationen der Herren Dr. SCHAXEL, Prof. HOFFMANN.

5 ½ Uhr: Besichtigung des Zoologischen Instituts.

Abends: Spaziergang nach Günterstal und gesellige Zusammenkunft (auf Einladung von Herrn und Frau Prof. DOFLEN) im Restaurant „Kyburg“.

Donnerstag, den 4. Juni.

Vormittags 9—1 Uhr: Schlußsitzung.

1. Bericht der Rechnungsrevisoren.

2. Vortrag des Herrn Dr. STENDELL, Demonstrationen des Herrn Prof. WOLTERECK, Vorträge der Herren Dr. KÜHN, Prof. STEINMANN, Prof. GERHARDT, Dr. v. KEMNITZ, Dr. BECHER, Prof. SPENDEL.

3. Demonstrationen der Herren Dr. STENDELL, Dr. KÜHN, Prof. GERHARDT, Dr. BECHER.

Nachmittags 6 Uhr: Gemeinsames Essen in Kirchhofen.

Freitag, den 5. Juni: Ausflug nach dem Höllental und dem Titisee.

Die Sitzungen wurden im Hörsaal des Zoologischen Instituts abgehalten, nur der Vortrag des Herrn Dr. Voss fand im „Weltkino“-Theater statt.

Erste Sitzung.

Dienstag, den 2. Juni, 9—12 ½ Uhr.

Der Vorsitzende Herr Prof. HEIDER eröffnete die Versammlung mit folgender Ansprache:

Hochansehnliche Versammlung!

Indem ich alle Anwesenden, die sich zu unserer diesjährigen Versammlung zusammengefunden haben, auf das herzlichste und beste begrüße und Ihnen für Ihr Erscheinen danke, erkläre ich die 24. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für eröffnet. Insbesondere gilt mein Willkommensgruß und Dank

jenen Herren, die wir als Gäste in unserer Mitte erblicken. Ihre Anwesenheit ist ein für uns sehr erfreuliches Zeichen des Verständnisses und der Zustimmung zu den Bestrebungen, die wir bei unseren jährlichen Zusammenkünften verfolgen. Es entspricht dem modernen Wissenschaftsbetriebe, durch Veranstaltung derartiger Zusammenkünfte die Beziehungen der Fachgenossen zu fördern und durch Organisation Behelfe zu schaffen, die dem einzelnen sonst nicht oder doch nicht in gleichem Maße zugänglich wären. Wir suchen durch unser Zusammenwirken zur Klärung über gewisse allgemeinere Fragen, die im Vordergrund des Interesses stehen, zu gelangen, und gleichzeitig fühlen wir uns als das Forum, welches dazu berufen ist, die Willensmeinung der Mehrzahl unserer Fachgenossen zum Ausdruck zu bringen.

Wenn wir, einer freundlichen Einladung unseres Kollegen DOFLEIN folgend, Freiburg zum Sitz unserer diesjährigen Tagung erwählten, so waren wir uns der Tatsache bewußt, daß Freiburg, wie kaum eine zweite Stadt, die Bedingungen für den erfolgreichen Verlauf unserer Tagung in sich trägt. Es sind freundliche Eindrücke, die uns hier erwarten. Reich an Naturschönheiten, unter dem gesegneten Himmel Badens gelegen, erscheint uns Freiburg als eine Stätte fruchtbringender Produktivität. Wir erinnern uns wenn wir den Namen Freiburg aussprechen, mit besonderem Danke der reichen Ernte geistiger Früchte, der vielfältigen und hochbedeutenden Anregungen, die für unsere Wissenschaft von dieser Stätte aus erflossen sind. Diese Ernte strömt uns ununterbrochen zu seit den älteren Zeiten bis auf diese Tage, in denen Kollege DOFLEIN uns ein wertvolles Werk bescherte, zu dessen Vollendung wir ihm von Herzen Glück wünschen. Es waren nicht bloß die Vertreter unseres Faches im engeren Sinne, die hier fördernd gewirkt haben, auch die Vertreter verwandter Wissensgebiete, unter denen ich vor allem die menschliche und vergleichende Anatomie zu nennen habe, haben hier Wesentliches zur Ausgestaltung unseres Schatzes an Kenntnissen beigetragen.

Wenn wir uns der Förderungen, die von Freiburg aus für unsere Wissenschaft sich ergeben haben, dankbarst erinnern, so steht uns vor allem ein Name leuchtend vor Augen, der AUGUST WEISMANN'S. Wenn wir auch nicht die Freude haben, Exzellenz WEISMANN in unserer Mitte begrüßen zu können, und ihm unsere Huldigung persönlich darbringen zu können, so halte ich es für entsprechend, in wenigen Worten zum Ausdrucke zu bringen, wie sehr wir unter dem Eindrücke seiner überwiegenden Persönlichkeit

stehen und wie lebendig in uns das Gefühl des Dankes ist für alles, was er uns gegeben hat. Persönlich kann ich ausdrücken, daß die Schriften WEISMANN'S für mich zu einer ständigen Quelle der Belehrung und des Genusses geworden sind, die ich immer wieder und mit aufrichtiger Bewunderung zu Rate ziehe.

Wir erinnern uns mit Dank seiner spezielleren Arbeiten über Fragen der Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Histologie und Morphologie, seiner Untersuchungen zur Biologie der Arthropoden und anderer — Arbeiten, die allein genügten, seinen Ruf für alle Zeiten zu begründen. Es sind Muster genialer Verknüpfung von genauer Beobachtung und denkender Betrachtung. In erster Linie steht uns aber WEISMANN als hervorragender Theoretiker auf dem Gebiete der Entwicklungslehre vor Augen.

Drei Männer waren es vor allem, die das Lebenswerk DARWIN'S in Deutschland fortgesetzt haben: Der Botaniker CARL V. NÄGELI und unter den Zoologen: ERNST HAECKEL und AUGUST WEISMANN. Wenn HAECKEL'S Bestreben dahin ging, die Lehre DARWIN'S systematisch festzulegen, für sie Anhänger zu werben und aus ihr Folgerungen für die Erforschung der Stammesgeschichte der Organismen zu gewinnen, so ging WEISMANN'S Streben nach der Richtung der Vertiefung. Bekannt ist, wie WEISMANN das vorliegende Material von hoher Warte überschauend, den ganzen unendlichen Gedankenkomplex immerfort durchdenkend und ihm neue Seiten abgewinnend den kühnen Versuch unternahm, die Umwandlung der Formen auf ein einziges wirksames Agens, das der natürlichen Züchtung, zurückzuführen, gewissermaßen dem Grundsatz folgend: *Principia praeter necessitatem non sunt multiplicanda*. Er sah sich zu einer Ablehnung der Vererbung erworbener Eigenschaften geführt. Wie immer auch die Entscheidung in dieser bis in die neueste Zeit umstrittenen Frage fallen mag, WEISMANN'S unbestreitbares Verdienst wird es bleiben, hier kritisch sichtigend und fördernd eingegriffen zu haben. Er krönte sein Gebäude durch die geistvolle Theorie der Germinalselektion, gewissermaßen eine Anwendung des ROUX'Schen Prinzipes des Kampfes der Teile auf die Vorgänge im lebenden und deshalb einer beständigen Umwandlung unterworfenen Keimplasma.

Erbliche Variationen sind das Material, mit welchem natürliche Züchtung arbeitet. WEISMANN unternahm es, den Erscheinungen der Variabilität und der Vererbung näher nachzugehen zu einer Zeit, in der jedermann den Namen DARWIN'S im Munde führte, aber eigentlich nur wenige sich eingehender und ernsthafter mit diesen

Fragen beschäftigten. Er betrat denselben Weg, den schon DARWIN in seiner Theorie der Pangenesis eingeschlagen hatte, jenem Lieblingskinde seiner geistigen Tätigkeit, dessen Konzeption ihn mit besonderer Befriedigung erfüllte.

Was die Ursachen der Variabilität anbelangt, so suchte WEISMANN deren letzte Wurzel in Schwankungen des Gleichgewichtes des Determinantensystems. Bekannt ist ferner, welche hohe Bedeutung WEISMANN der Amphimixis für die Entstehung erblicher Variationen zuerkennt, und tatsächlich ist ja auch die mit jeder Befruchtung gegebene neue Kombination erblicher Merkmale eine der geläufigsten Vorstellungen der modernen Vererbungslehre geworden. Ob dies wirklich der einzige oder auch nur der hervorragendste Zweck ist, den die Natur bei der Vermischung zweier Individuen verfolgt, muß derzeit noch unentschieden bleiben. Bis in die neueste Zeit gehen Versuche, die dahin gerichtet sind, einen mehr direkt wirksamen Nutzen der Individuenvermischung zu erkennen, etwa in der Richtung regulatorischen Geschehens. Ich darf hier an die bedeutungsvollen Aufstellungen RICHARD HERTWIG'S erinnern. Aber es liest sich wie eine Bestätigung WEISMANN'Scher Anschauungen, wenn WOODRUFF zur Überzeugung gelangte, daß *Paramecium* die Fähigkeit besitzt, sich unbegrenzte Zeit hindurch durch Teilung zu vermehren, ohne daß Conjugation einzutreten braucht, und wenn JENNINGS in einer neueren Arbeit als einzigen Erfolg der Conjugation von *Paramecium* eine gesteigerte Variabilität der Nachkommen erkannte.

WEISMANN'S Vererbungslehre ruht auf präformationistischer Basis. Es war dies ein bedeutungsvoller Schritt zu einer Zeit, da epigenetische Vorstellungen über das Wesen der Entwicklung durchaus die herrschenden waren. Die neuere Vererbungslehre führt uns zu Vorstellungen, welche den Grundannahmen WEISMANN'S nahe stehen. Sie arbeitet mit letzten Erbinheiten, selbständig variierenden und übertragbaren Faktoren, Gene im Sinne JOHANNSEN'S, die einer weiteren MENDEL'Schen Aufspaltung nicht mehr unterliegen. Sie führt zu einer Atomisierung der Erbmasse. Es liegt zum mindesten ungemein nahe, diese selbständigen Erbfaktoren zu substanziieren und unter dem Bilde von Determinanten zu erfassen.

Erblicken wir im Kern der Eizelle die Summe aller erblich übertragbaren Faktoren, so muß die gesetzmäßige Aktivierung dieser Komponenten auf Auslösungsvorgänge bezogen werden, und hier setzt die epigenetische Seite im Entwicklungsgeschehen ein. WEISMANN hat die Bedeutung der Auslösungsvorgänge für die Ent-

wicklung nie verkannt. Entwicklung ist die Produktion von typischen Bildungen zur richtigen Zeit und am richtigen Orte. Ich kennzeichne hiermit die beiden Probleme, die uns bei der Betrachtung der Entwicklung entgegentreten: das der gesetzmäßigen Aufeinanderfolge bestimmter Stadien, das Problem des Entwicklungsrhythmus — wie wir es nennen können — und das Lokalisationsproblem. Wir werden für beide Gruppen von Erscheinungen Auslösungsursachen heranzuziehen haben, die in inneren Bedingungen des Keimes zu suchen sind. Es ergibt sich dies aus dem Vorkommen von Heterochronien und Heterotopien der Entwicklung, aus der oft experimentell zu erzielenden andersartigen Verwendung bestimmten Keimesmaterials. Für die zeitliche Aufeinanderfolge im Entwicklungsbilde liegt es nahe, ihre Ursache in gesetzmäßigen inneren Veränderungen des Keimes, die wohl in letzter Linie auf den Chemismus zu beziehen sind, zu erblicken. Aber auch für die Lokalisation der Anlagen werden wir die Ursachen in der jeweiligen Configuration des Keimes zu suchen haben. Das Schicksal des einzelnen Teiles ist eine Funktion seiner Lage im Ganzen.

WEISMANN suchte das Lokalisationsproblem unserem Verständnis näherzubringen durch die von ihm gemachte Annahme einer bestimmten Architektur des Keimplasmas und seiner gesetzmäßigen Zerlegung durch den Präzisionsmechanismus aufeinanderfolgender Teilungen. Wieviel von diesen Anschauungen sich für die Zukunft erhalten wird, läßt sich derzeit nicht aussprechen. Nach meiner Ansicht hat die von BOVERI begründete Lehre von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen, von der Notwendigkeit des Zusammenwirkens aller Chromosomen einer Garnitur zur Erzielung eines normalen Entwicklungsergebnisses zu einer Auflösung des Begriffes vom Id als einer strukturellen Einheit geführt. Nichtsdestoweniger bestehen WEISMANN'S Anschauungen über die Bedeutung der Reduktionsteilungen und über die hierbei erfolgende Elimination von Ahnenplasmen noch durchaus zu Recht. Nur daß wir uns vielleicht über die Zusammensetzung, über den Inhalt dieser Ahnenplasmen etwas andere Vorstellungen bilden werden. Wie denn überhaupt WEISMANN wohl der erste war, der über das Wesen der Richtungskörperchenbildung klare und, wie wir meinen, zutreffende Ansichten entwickelte. Wenn wir aber auch vom Begriff des Ids absehen, so werden wir vielleicht nicht so weit gehen dürfen, jeglichen strukturellen Zusammenhang der Erbeinheiten im Keimplasma in Abrede zu stellen. Auch die neuere experimentelle Vererbungslehre kennt gesetzmäßige Bindung einzelner Erbfaktoren

aneinander, wie dies besonders die Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung dartun, und CASTLE sah sich in dem Bestreben, die Beziehungen der Faktoren, welche die Färbung der Maus bedingen, graphisch darzustellen, zu Bildern geführt, welche an die Strukturformeln der Chemie erinnern.

Daß wir uns genötigt sehen, unsere theoretischen Vorstellungen fast täglich zu revidieren und abzuändern, darf uns nicht wundernehmen auf einem Gebiete, auf welchem, wie in der Vererbungslehre, noch derzeit alles im Flusse begriffen ist. Vieles von dem, was WEISMANN in fortgesetzter Gedankenarbeit entwickelt hat, ist derzeit schon Gemeingut der Wissenschaft geworden. Es genügt ein Blick in die neueren Lehrbücher der Vererbungslehre, um auf vielen Seiten seinen Spuren zu begegnen. Es wird die Aufgabe späterer Zeiten sein, die Geschichte dieser Forschungstätigkeit zu schreiben und festzustellen, nach welchen Richtungen WEISMANN in glücklicher Intuition die Wege erkannte, die uns weiterführen. WEISMANN'S Schriften über diese Fragen werden für alle Zeiten ihren hohen und bleibenden Wert behalten als Muster theoretischer Auseinandersetzungen. Sie lehren uns, welchen Anforderungen eine Theorie der Vererbung zu genügen hat. Wir bringen dem hochverehrten Meister, unserem Ehrenmitgliede, unseren Dank und unsere verehrungsvolle Huldigung zum Ausdruck.

Wir freuen uns über jeglichen Fortschritt unserer Wissenschaft, und mit besonderer Freude erfüllt uns das Gedeihen unserer Gesellschaft, das hauptsächlich in ihren gut besuchten, durch ein reichhaltiges Programm ausgezeichneten Jahresversammlungen zum Ausdruck kommt. Es ist nun schon bald ein Vierteljahrhundert, in welchem unsere Gesellschaft eine ungemein fruchtbringende Tätigkeit entfaltet. Wertvolle Anregungen sind von ihr ausgegangen. In allen Fragen allgemeinerer Art hat sie beratend und unterstützend eingegriffen. Möge ihr auch in Zukunft eine ersprißliche Wirksamkeit beschieden sein.

Pietätvoll gedenken wir derjenigen, die unseren Kreis verlassen haben. Es sind in diesem Jahre zwei gründende Mitglieder unserer Gesellschaft: HUBERT LUDWIG und KARL CHUN. LUDWIG'S Bedeutung und seine Erfolge lagen auf dem Gebiete glücklicher Spezialisierung. Er hat die Grundlagen unserer morphologischen Erkenntnis der Echinodermen geschaffen. Man muß es miterlebt haben, mit welcher gespannten Erwartung wir seine ersten Arbeiten begrüßten, z. B. die über Antedon, in der nicht getäuschten Hoffnung, hier zum ersten Male Sicheres über die Zusammensetzung dieser rätselhaften

Formen zu erfahren. Verdienstvoll ist auch LUDWIG'S Neubearbeitung des Leunis, ein Handbuch, das uns durch viele Jahre als Nachschlagewerk gedient hat. KARL CHUN war eine geniale, vielseitige und edeldenkende Natur. Ein Bild froher Arbeitskraft und Jugendfrische, so ist er mir in Erinnerung geblieben. Aufgaben, die anderen Schwierigkeiten bereiten, mit glücklicher Leichtigkeit lösend, verstand er es, sein Leben wie sein Wirken künstlerisch zu gestalten. Getragen von wohlverdienter Anerkennung, von Erfolg zu Erfolg fortschreitend, hatte er das Glück, seine großzügigen organisatorischen Fähigkeiten entfalten zu können, wie sich besonders bei der von ihm veranstalteten und ungemein erfolgreichen Deutschen Tiefsee-Expedition bekundete.

Ferner verließen unseren Kreis: der verdienstvolle Erforscher der Crustaceen, WILHELM GIESBRECHT in Neapel. Die Wissenschaft verdankt ihm eine ungemein folgenreiche technische Neuerung: die Methode des Aufklebens der Paraffinschnitte. ROBERT VON LENDENFELD in Prag, bekannt durch seine Reisen nach Australien und Neuseeland, welche auch die Geographie dieser Gegenden förderten, durch seine Arbeiten über Coelenteraten, über Drüsen und Leuchtorgane der Tiefseefische, über das Flugvermögen der Vögel und Insekten. A. PAULY in München, welcher die Teleologie der Lebewesen auf psychophysischer Grundlage zu erfassen strebte, und Dr. WALTER HEIN in Frankfurt a. M., bekannt durch seine Arbeiten über die Entwicklung der Scyphomedusen, durch seine Beiträge zur Epithelfrage der Trematoden und durch zahlreiche Veröffentlichungen über Fragen der Fischerei und der Bienenzucht, also der praktischen Biologie. Ihnen allen widmen wir ein ehrendes Andenken und eine freundschaftliche Erinnerung.

Die Lücken, die in unserem Kreise entstehen, werden durch nachwachsende arbeitsfreudige Jugend ausgefüllt. Ihr gilt vor allem mein Willkommensgruß. Lassen Sie mich die Hoffnung aussprechen, daß sich unsere Freiburger Tagung den früheren würdig und erfolgreich anschließen möge.

Herr Prof. DOFLEIN begrüßte darauf die Versammlung im Namen der Universität, der Stadt und des Zoologischen Instituts.

Nachdem der Vorsitzende gedankt hatte, verlas der Schriftführer den

Geschäftsbericht.

Die 23. Jahresversammlung fand vom 13. bis 15. Mai 1913 unter der Leitung des ersten Vorsitzenden, des Herrn Prof. Dr.

KORSCHULT im Städtischen Museum für Natur-, Handels- und Völkerkunde in Bremen statt. Sie war von 60 Mitgliedern und 37 Gästen besucht. Ein Ausflug nach Geestemünde und Bremerhaven schloß sich der Tagung an.

Der Bericht über die Verhandlungen wurde Anfang August ausgegeben.

Am 1. Januar 1914 fand in Marburg die Wahl des neuen Vorstandes statt. Herr Prof. HEIDER wurde zum ersten, die Herren Prof. KORSCHULT, BRAUN und KÜKENTHAL zu stellvertretenden Vorsitzenden und Herr Prof. BRAUER zum Schriftführer gewählt. Die Zahl der Mitglieder betrug am 1. Januar 1913 319. Die Mitglieder Prof. Dr. GIESBRECHT, Prof. Dr. v. LENDENFELD und Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. LUDWIG sind gestorben. Es sind 5 Mitglieder ausgeschieden, dafür 8 neu eingetreten, so daß die Mitgliederzahl am 1. Januar 1914 wieder 319 (314 ordentliche und 5 außerordentliche) betrug. Die Verhandlungen der Gesellschaft wurden, da die Verlagsbuchhandlung W. Engelmann sich nicht auf eine Ermäßigung ihres Gewinnes einlassen wollte, der Verlagsbuchhandlung W. Junk in Berlin in Kommission gegeben. Prof. Dr. HELLER wurden telegraphisch die Glückwünsche der Gesellschaft zu seinem 90. Geburtstage übersandt.

Von wichtigeren Ereignissen, die bis zur heutigen Jahresversammlung in dem neuen Geschäftsjahr 1914 eingetreten sind, mögen folgende erwähnt werden: Die Gesellschaft hat durch den Tod 3 weitere Mitglieder verloren, nämlich Geh. Rat Prof. Dr. CHUN, Dr. W. HEIN und Prof. Dr. PAULY.

Ferner wurden Exzellenz Wirkl. Geh. Rat Prof. Dr. A. WEISMANN und Exzellenz Wirkl. Geh. Rat Prof. Dr. E. HAECKEL an ihrem 80. Geburtstage zu Ehrenmitgliedern der Gesellschaft ernannt. Das Diplom für den ersteren lautet:

„In dankbarer Verehrung und Bewunderung einer an Ergebnissen reichen und unermüdeten Forschertätigkeit, welche, in genialer Weise Beobachtung und Theorie verknüpfend, die Grenzen unseres Denkens erweiterte und der Erforschung der Lebewesen neue ungeahnte Ziele steckte, ernennt die Deutsche Zoologische Gesellschaft durch diese Urkunde am Tage seines achtzigsten Geburtstages Se. Exzellenz Herrn Wirklichen Geheimen Rat Dr. med. et phil. AUGUST WEISMANN, Professor der Zoologie an der Universität Freiburg i. Br. zu ihrem Ehrenmitgliede.

Innsbruck, Marburg, Königsberg, Breslau, Berlin, am 17. Januar 1914

Der Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft:

gez. HEIDER, KORSCHULT, BRAUN, KÜKENTHAL, BRAUER.“

Das Diplom für Prof. Dr. HAECKEL lautet:

„In aufrichtiger Verehrung und Dankbarkeit für die Ergebnisse einer großzügigen und fruchtbringenden Forschertätigkeit, welche in erster Linie der Ermittlung stammesgeschichtlicher Beziehungen der Lebewesen gewidmet war und dieselbe durch zahlreiche umfassende und bewundernswerte Einzeldarstellungen stützte, ernennt die Deutsche Zoologische Gesellschaft durch diese Urkunde am Tage seines achtzigsten Geburtstages Se. Exzellenz Herrn Wirklichen Geheimen Rat Dr. med. et phil. ERNST HAECKEL, Professor der Zoologie an der Universität Jena zu ihrem Ehrenmitgliede.

Innsbruck, Marburg, Königsberg, Breslau, Berlin, am 16. Februar 1914.

Der Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft:

gez. HEIDER, KORSCHULT, BRAUN, KÜENTHAL, BRAUER.“

Von Exzellenz Prof. Dr. WEISMANN ist folgendes Dankschreiben eingegangen:

Freiburg i. B., den 12. März 1914.

„An den Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Meine verehrten Herren Kollegen!

Sie haben mir die Auszeichnung zu teil werden lassen mich zum Ehrenmitglied Ihrer Gesellschaft zu erwählen. Dafür möchte ich Ihnen vor Allem meinen wärmsten Dank aussprechen, mit dem ich aber zugleich mein aufrichtiges Bedauern verbinden muß, daß es mir bisher und wohl auch in Zukunft nicht gegönnt ist, an den Jahresversammlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft aktiven Anteil zu nehmen. Leider gestattet mein im übrigen ganz befriedigender Gesundheitszustand nicht an Gesellschaft, geschweige denn an größeren Festen mich zu beteiligen. Ich muß deshalb meinen Verkehr mit den Herren Kollegen darauf beschränken, mir vorlesen zu lassen, was von den Verhandlungen der Gesellschaft im Druck erscheint.

So werde ich auch an der nächsten Jahresversammlung, obwohl sie an meinem Wohnsitz Freiburg i. Br. stattfindet, nicht teilnehmen können und möchte den Herren hierdurch mein aufrichtiges Bedauern aussprechen dürfen. Mit nochmaligem herzlichen Dank und mit kollegialem Gruß bin ich Ihr aufrichtig ergebener

gez. AUGUST WEISMANN.“

Exzellenz HÄCKEL hat folgendes Dankschreiben gesandt:

An den Vorstand der
Deutschen Zoologischen Gesellschaft
z. Z. Herrn Prof. Dr. KARL HEIDER in Innsbruck.

Hochgeehrter Herr Präsident!

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft hat mir bei Gelegenheit meines achtzigsten Geburtstages, am 16. Februar 1914, die hohe Auszeichnung erwiesen, mich zu ihrem Ehrenmitgliede zu ernennen. Indem ich der Gesellschaft für diese ehrenvolle Anerkennung meiner wissenschaftlichen Lebensarbeit meinen herzlichsten Dank ausspreche, bekenne ich zugleich gern, daß sie mich mit lebhafter Freude erfüllt hat. Das Gebiet der wissenschaftlichen Zoologie hat sich im Laufe des halben Jahrhunderts, das meine akademische Lehrtätigkeit in Jena umfaßt, in erstaunlichem Maße erweitert und vertieft. Es war mir vergönnt, mich an dieser Reform der modernen Tierkunde aktiv zu beteiligen, teils durch monographische Arbeiten unsere Kenntnis einzelner Tierklassen zu erweitern, teils durch zusammenfassende Untersuchungen über Entwicklungslehre zu einer tieferen Einsicht in das ganze Gebiet des organischen Lebens beizutragen.

Die fruchtbare und vielseitig anregende Tätigkeit, welche die zahlreichen Mitglieder der Deutschen Zoologischen Gesellschaft während der 24 Jahre ihres Bestehens entfaltet haben, hat diese erfreuliche Reform unserer Wissenschaft in mannigfaltigster Weise gefördert. Da auch viele einzelne Mitglieder derselben mir ihre freundliche Teilnahme an meinem 80. Geburtstage in ehrenvoller Weise bekundet haben, benutze ich diese Gelegenheit, Ihnen Allen meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Zugleich verbinde ich damit den Wunsch, daß die Gesellschaft erfolgreich fortfahren möge, nicht allein durch sorgfältige Erforschung aller einzelnen Erscheinungen des Tierlebens den Umfang unserer Kenntnisse beständig zu erweitern, sondern auch durch philosophische Erkenntnis ihrer fundamentalen Beziehungen zum großen Ganzen der Natur die hohe Bedeutung der Zoologie für die Anthropologie und damit für das Gesamtgebiet der menschlichen Wissenschaft zur Geltung zu bringen.

Mit wiederholtem besten Danke bleibe ich hochachtungsvoll

Ihr ergebenster

Jena, 7. März 1914.

gez. ERNST HÄCKEL.

Der Rechenschaftsbericht bietet dieses Mal ein erfreuliches Bild. Einmal sind keine Beiträge rückständig. Dann aber vor

allen haben infolge der Bitte des Vorstandes von 148 lebenslänglichen Mitgliedern 38 freiwillig ihren Ablösungsbeitrag erhöht oder außerordentliche Beiträge gestiftet, darunter ein Mitglied einen von 1000 M. Ihnen allen und besonders dem letzteren sei der wärmste Dank ausgesprochen.

Der Bericht schließt in folgender Weise ab:

Die Einnahmen betragen: freiwillige Beiträge	3440,00 M.
Ablösungsbeiträge	600,00 „
Mitgliederbeiträge, Zinsen, Gewinn aus dem Verkauf der Verhandlungen	3377,79 „
Gesamteinnahmen	<u>7417,79 M.</u>
Die Ausgaben betragen	2776,74 „
bleibt Kassenvorrat	<u>4641,05 M.</u>

Es kommen hinzu:

Wertpapiere:

3½ % deutsche Reichsanleihe	4000,00 M.
3 % deutsche Reichsanleihe	2000,00 „
3 % deutsche Reichsanleihe	5600,00 „
4 % Reinprovinz Anleihe	2100,00 „
	<u>13700,00 M.</u>

Also Gesamtvermögen 18341,05 „

Ich bitte den Bericht durch zwei Revisoren prüfen zu lassen und mir Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden die Herren Prof. LOHMANN und Dr. WINTER gewählt.

Der Vorsitzende dankt dem Schriftführer für seine Arbeit.

An Seine Exzellenz Wirkl. Geh. Rat Prof. Dr. WEISMANN wird ein Begrüßungstelegramm und ein Begrüßungsschreiben, das von den anwesenden Mitgliedern und Gästen unterzeichnet wurde, gesandt.

Referat des Herrn Prof. HARTMANN (Berlin):

Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem.

Fortpflanzung und Befruchtung erscheinen uns als Höhepunkte in der physischen Lebenstätigkeit der Organismen. Diese Vorgänge

prägen dem Leben mit seinen Hauptcharakter auf, ihnen kann in der anorganischen Natur auch nicht entfernt Ähnliches an die Seite gestellt werden. Auf ihnen beruht die Kontinuität des Lebens in seinen tausenden spezifisch ausgebildeten Formen (Genotypen); bilden sie doch die Grundlage für jene fundamentalen Lebensprobleme der Vererbung und Artbildung. Kaum ein Gebiet der Lebensvorgänge, weder Stoffwechsel und Assimilation noch Bewegung, ja selbst nicht die so komplizierten Formbildungs- und Entwicklungsprozesse sind einer physiologischen, kausal-mechanischen Erforschung bisher so wenig erschlossen und zugänglich gemacht, als die hier in Frage kommenden Erscheinungen. Der Grund liegt zum Teil in den innigen und verwickelten Zusammenhängen, durch die diese Vorgänge mit anderen Lebensprozessen, speziell Entwicklungsvorgängen, verknüpft sowie in der außerordentlichen Mannigfaltigkeit, mit der sie in der Natur verwirklicht sind.

Eine endgültige physiologische Lösung dieser Fragen könnte ja auch erst gegeben werden, wenn Wachstum und Entwicklung physiologisch geklärt wären. Fortpflanzung und Befruchtung erklären, hieße demnach das Leben erklären.

Und doch gibt es Wege, mit der wichtigsten Methode der naturwissenschaftlichen Forschung, dem Experiment, tiefer in diese Vorgänge einzudringen, sie dem Verständnis näher zu bringen und schließlich eine kausal-mechanische Erforschung anzubahnen. Die Arbeit hat bereits an verschiedenen Punkten begonnen, ich erinnere nur an die Versuche über künstliche Parthenogenese und die durch KLEBS (1893) zuerst unternommenen Untersuchungen über die Bedingungen der Fortpflanzung. Eine Vorbedingung für die erfolgreiche experimentelle Erforschung, für die richtige Deutung der experimentellen Ergebnisse sowohl wie für die Gewinnung richtiger oder neuer Fragestellungen für weitere Experimente ist aber zunächst eine begriffliche Erfassung der so unendlich mannigfaltigen Fortpflanzungs- und Befruchtungserscheinungen sowie ihrer Zusammenhänge untereinander und mit der Entwicklung.

Die richtige Basis für eine solche einheitliche begriffliche Erfassung auf genetischer Grundlage kann nun meiner Meinung nach nur die vergleichende Betrachtung des Generationswechsels der Protisten abgeben, da Fortpflanzung und Befruchtung sowie ihre mehr oder minder innige Verknüpfung zu einem Generationswechsel uns bei Protisten noch in ihren ursprünglichsten Formen zutage tritt und da hier zugleich die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Erscheinungen es noch am ersten gestattet, die das

Wesen von Fortpflanzung und Befruchtung ausmachenden Züge rein herauszuschälen und ihre verschiedenen korrelativen Zusammenhänge klarzulegen.

Denn bei den Metazoen wie bei den Pflanzen treten Fortpflanzung und Befruchtung mit anderen Vorgängen vielfach so innig verknüpft auf, und ihre Ausbildung ist in beiden Gruppen so einseitig geworden, daß dadurch oft die wesentlichen Züge verwischt werden. Immer aber noch besteht bei Zoologen wie Botanikern vielfach die Neigung, die Vorgänge bei den Protozoen sowie Algen und Pilzen einseitig von den an höheren Tieren und Pflanzen gewonnenen Gesichtspunkten aus zu betrachten, und nur selten werden ferner bei der Beurteilung der Vorgänge bei Protozoen die damit im engsten Zusammenhang stehenden Erscheinungen bei Algen und Pilzen herangezogen und ebenso umgekehrt. Gerade zwischen den tierischen und pflanzlichen Protisten finden sich aber die näheren Vergleichspunkte, und manche Vorgänge bei Metazoen und Pflanzen könnten durch ihre Betrachtung von unten her eine richtigere Beurteilung erhalten und mancher Widerspruch zwischen botanischer und zoologischer Auffassung ausgeglichen werden.

Bei meinen heutigen Ausführungen über den Generationswechsel der Protisten kann ich Ihnen keine neuen Tatsachen bieten, hoffe jedoch, den innigen Zusammenhang der Fortpflanzungs- und Befruchtungserscheinungen bei Protozoen sowie Tallophyten und den Vorteil ihrer vergleichenden Betrachtung zeigen zu können und dadurch zur Klärung mancher Widersprüche und zu einheitlicher begrifflicher Erfassung des so überreichen Beobachtungsmaterials beitragen zu können.

Als Generationswechsel bezeichnet man bekanntlich gegenwärtig in unserer Wissenschaft ganz allgemein jeden periodischen oder auch unregelmäßigen Wechsel zwischen einer geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation und einer oder mehreren ungeschlechtlichen, gleichgültig, ob die ungeschlechtliche Vermehrung durch ungeschlechtliche Einzelzellen (Sporen), unbefruchtete Eier oder vielzellige vegetative Fortpflanzungskörper erfolgt, gleichgültig auch, ob die sich verschieden vermehrenden Generationen morphologisch verschieden sind oder nicht.

Am längsten bekannt ist der von CHAMISSE bei Salpen entdeckte, aber erst 1841 durch STEENSTRUP genauer bekannt gewordene Wechsel von geschlechtlicher Generation und vegetativer Ver-

mehrung, der als Metagenesis bezeichnet wird. Später erkannten V. SIEBOLD und LEUCKART bei Tieren den andern gearteten Generationswechsel zwischen geschlechtlicher Fortpflanzung und Parthenogenesis, die Heterogonie; bei Pflanzen hat 1851 HOFFMEISTER durch seine berühmten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen den Generationswechsel zwischen geschlechtlicher Pflanze und sporenbildender Generation entdeckt; in den sechziger Jahren erfolgte dann durch PRINGSHELM der Nachweis der Befruchtung bei den Algen und des mehr fakultativen Generationswechsels der Tallophyten. 1896 hat endlich SCHAUDINN bei Foraminiferen und Sporozoen, im letzteren Falle unter Mitarbeit von SIEDLECKI einen dem der Pflanzen vergleichbaren strengen Generationswechsel bei Protozoen festgestellt.

Im Jahre 1899 hatte nun RICHARD HERTWIG in einer kleinen Abhandlung näher ausgeführt, daß die unter dem Begriff ungeschlechtliche Fortpflanzung oder Monogonie zusammengefaßten Vorgänge durchaus nicht homolog sind, sondern daß vielmehr die ungeschlechtliche Vermehrung durch Sporen und die geschlechtliche Fortpflanzung, zu der ja fraglos auch die Parthenogenese als rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung gehört, homologisiert werden müssen, da sie insofern in genetischem Zusammenhang stehen, als die geschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen sich aus der ungeschlechtlichen entwickelt hat. Die sogenannte ungeschlechtliche Vermehrung der vielzelligen Tiere, durch meist vielzellige Vermehrungsprodukte, stellt dagegen eine sekundäre Erwerbung dar. Im Anschluß an die Ausführungen RICHARD HERTWIG'S habe ich 1903 im Gegensatz zur vegetativen Propagation für die Fortpflanzung durch Einzelzellen den Namen Cytogonie vorgeschlagen, und in dem Falle, daß die Einzelzellen für Befruchtung eingerichtet sind, diese Fortpflanzung als Gamogonie oder Gametogonie bezeichnet, im anderen Falle als Agamogonie (Agameten, Sporen). Weiterhin habe ich einen primären Generationswechsel, den Wechsel von Agamogonie und Gamogonie einem sekundären, der Metagenesis, dem Wechsel zwischen Gamogonie und vegetativer Propagation sowie der Heterogonie, dem Wechsel zwischen Gamogonie und Parthenogenesis, gegenübergestellt. Diese Auffassung und Nomenklaturvorschläge haben sich fast allgemein eingebürgert, so daß jetzt an Stelle der früher geradezu verwirrenden Nomenklatur der Fortpflanzungs- und Entwicklungsvorgänge der Protozoen eine erfreuliche Einheitlichkeit besteht.

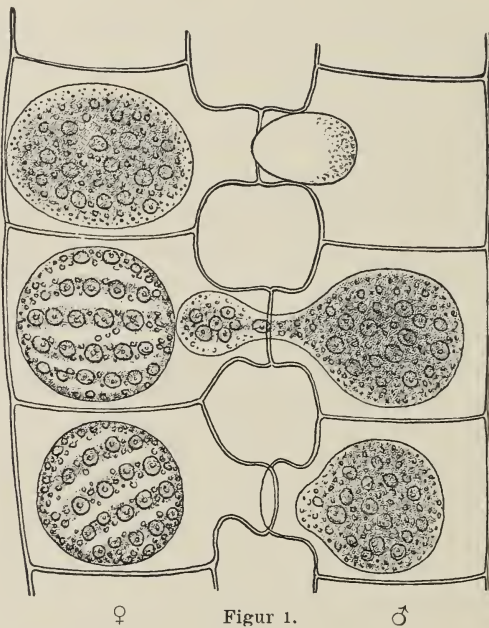
Der Begriff des Generationswechsels hat allerdings bei den Botanikern eine viel engere Fassung gewonnen, indem er nur auf

solche Fälle angewandt wird, die dem Schema der Moose und Farne entsprechen, bei denen die Geschlechtsgeneration, der Gametophyt und eine ungeschlechtliche, der Sporophyt ganz regelmäßig obligatorisch aufeinander folgen, indem aus den Sporen (Agameten) stets der geschlechtliche Gametophyt, aus den von den letzteren gebildeten Gameten nach ihrer Verschmelzung zur Zygote stets der ungeschlechtliche Sporophyt entsteht.

Da die Reduktion bei Moosen, Farnen usw. bei der Sporenbildung des Sporophyten erfolgt, wie STRASSBURGER 1894 zuerst festgestellt hatte, haben nun neuerdings verschiedene Botaniker, wie BOWER, CHAMBERLAIN, LOTSY, CLAUSSEN, WINKLER, YAMANOUCHI u. a. diesen sogenannten „antithetischen“ Generationswechsel mit dem Reduktionsvorgang in feste Verbindung gebracht und den die einfache Chromosomenzahl in ihren Kernen aufweisenden Gametophyten der Moose usw. mit haploider (X-) Generation den mit doppelter Chromosomenzahl ausgestatteten Sporophyten mit diploider (2 X) Generation identifiziert. Diese Auffassung des Generationswechsels ist dann auch konsequent auf Algen und Pilze (YAMANOUCHI, CLAUSSEN), ja auf alle Tiere mit geschlechtlicher Fortpflanzung (CHAMBERLAIN, WINKLER) übertragen worden. Während bei der eben skizzierten Auffassung der Botaniker das Reduktionsproblem als solches vollkommen scharf gefaßt und konsequent in seinem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung durchgeführt wird, herrschen zoologischerseits (speziell in der Protozoenliteratur) noch manche verworrene Vorstellungen über das Wesen der Reifungs- und Reduktionsvorgänge und ihrer Zusammenhänge mit anderen Entwicklungsprozessen trotz der zwingenden Klarheit, mit der schon AUGUST WEISMANN rein theoretisch in genialer Konzeption das Reduktionsproblem noch vor Entdeckung der Tatsachen erfaßt hatte. Bei einer Besprechung des Generationswechsels der Protisten steht daher naturgemäß die Reduktionsfrage im Mittelpunkt der Erörterungen, und wir werden uns daher nach verschiedener Richtung hin mit ihr zu beschäftigen haben.

Um über die Erscheinungen und die Entstehung der verschiedenen Formen des primären Generationswechsels und seines Zusammenhanges mit Befruchtung und Reduktion Klarheit zu gewinnen, muß man von der Betrachtung der einfachsten Fortpflanzungs- und Befruchtungsvorgänge ausgehen! Die ursprünglichste Art der Fortpflanzung ist nun fraglos die einfache Zweiteilung eines einkernigen Einzelligen. KLEBS (1896 u. 1913), der sich durch seine bahn-

brechenden Versuche über die Physiologie der Fortpflanzung der Tallophyten die größten Verdienste erworben hat, scheidet diese Zweiteilungen von den Fortpflanzungsvorgängen aus und betrachtet sie einfach als Wachstum. Es ist dies entschieden eine Verkennung vom eigentlichen Wesen und der ursprünglichen Form der Fortpflanzung; denn bei Protozoen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die multiple Fortpflanzung (Sporenbildung) sich aus den einfachen Zweiteilungen entwickelt hat. Ja, man muß auch dann noch diese Zweiteilungen als Fortpflanzungsakte betrachten, wenn sich, wie bei *Spirogyra*, die Zellen nicht trennen, sondern in einem



Copulation (Hologamie) von *Spirogyra heeriana* Näg. Aus Oltmanns.

kolonialen Verband vereinigt bleiben. Es gibt bekanntlich eine große Anzahl von Protisten, die nur diese eine Art der Fortpflanzung aufweisen, so die meisten Amöben und Flagellaten und unter den Algen besonders die Diatomeen und Conjugaten. Unter gewissen äußeren und inneren Bedingungen treten nun bei solchen einfach durch Zweiteilung sich vermehrenden Zellen Befruchtungsvorgänge auf, wobei gewöhnlich zwei erwachsene Individuen als Gameten miteinander zu einer Zygote verschmelzen. Einen solchen primitiven Befruchtungsvorgang nennt man Hologamie.

Um von vornherein möglichst scharf den Zusammenhang mit den Reduktionsproblemen ins richtige Licht setzen zu können, wollen

wir zunächst einen einfachsten Fall von Hologamie betrachten, wie er sich zwar nicht bei primitiven Protozoen, wohl aber in verschiedenen Modifikationen bei den conjugaten Algen findet. Bei der Befruchtung von *Spirogyra* und anderen Conjugaten verschmelzen zwei gewöhnliche mit haploider Chromosomenzahl ausgestattete Zellindividuen zu einer Zygote (Fig. 1). Die beiden Haploidkerne ver-



Figur 2.

Reduktion in der Zygote von *Spirogyra longata*. *a* 2. Reifungsteilung, *b* die 4 daraus hervorgegangenen gleichen Kerne, *c* Rückbildung von 3 Kernen, einer bleibt als Kern des Keimlings. Nach A. Tröndle.

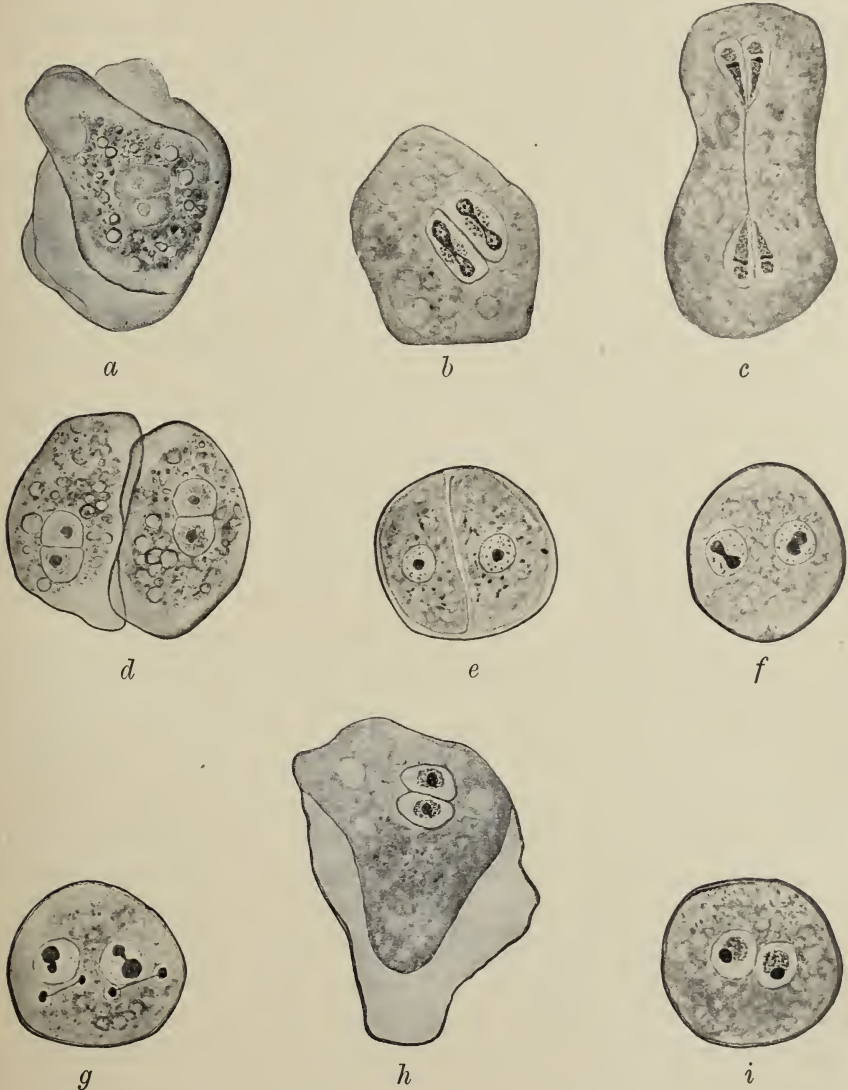
einigen sich früher oder später zu einem diploiden Syncaryon. Wie KARSTEN (1908) und TRÖNDLE (1911) für *Spirogyra*, KURSANOW (1911) für *Zygnema* gezeigt haben, folgt nun in der Zygote, entweder gleich oder bei der Keimung, eine zweimalige Kernteilung, die mit Zahlenreduktion der Chromosomen verbunden ist. Bei *Spirogyra* gehen drei von diesen Kernen zugrunde und es keimt nur eine einzige einkernige Zelle (Fig. 2).

Die Reduktion soll sich nach TRÖNDLE (1911) bei einem Teil der Arten bei der ersten Teilung vollziehen, bei anderen Formen bei der zweiten. Auf diese in der Reduktionsliteratur so viel diskutierten Fragen hier näher einzugehen, erübrigt sich; für unsere Betrachtungen kommt es nur auf das Endresultat an, die Halbierung der Chromosomenzahl nach der Copulation der Gametenkerne. Man könnte sich ganz gut vorstellen, daß zu diesem Zwecke nur eine einzige Kernteilung mit Verteilung ganzer Chromosomen notwendig wäre. Und dies scheint bei den Myxomyceten nach JAHN auch der Fall zu sein. Sonst finden wir aber bekanntlich überall die Reduktion in engster Beziehung zu zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen. Von vornherein sei nun mit allem Nachdruck hingewiesen, daß nur diese Teilungen einer diploiden Zelle (Kerne), die man mit LOTSY Gonotokont nennt, in haploide (Zelle) Kerne mit X-Chromosomen, die sogenannten Gonen als Reduktions- oder Reifevorgänge angesprochen werden können. Einfache Eliminationen von Kernsubstanzen, wie Ausstößungen von Caryosomen usw. vor oder nach der Befruchtung, die speziell in der Protozoenliteratur vielfach als Reifevorgänge beschrieben wurden und teilweise noch beschrieben werden, haben durchaus nichts mit der Reduktion zu tun.

Eine solche Chromatindiminution kann eine Begleiterscheinung in einem stark herangewachsenen Gonotokontenkern sein, kommt aber auch ebenso gut bei der Kernteilung anderer stark mit Chromatin beladener Kerne vor z. B. bei der Schizogonie mancher Coccidien (*Aggregata*). Auch das Abortivwerden eines bis dreier Gonenkerne darf nicht ohne weiteres einem Reduktionsvorgang gleichgesetzt werden.

Bei den Conjugaten ist somit nur eine Zelle, die Zygote, diploid, alle übrigen sind haploid. Die Summation der Erbmasse gibt sofort die Veranlassung zur Reduktionsteilung der Chromosomen. Die Reduktion ist hier die unmittelbare Folge der Caryogamie. Noch deutlicher wird uns dies bei der Betrachtung des einfachsten bisher bekannten Falles von Hologamie bei den Protozoen, bei der *Amöba diploidea* (Fig. 3). Hier findet bei der Gametenverschmelzung und der Keimung der Zygote noch keine Caryogamie statt, sondern die beiden Gametenkerne teilen sich nach Keimung der Zygote durch sogenannte conjugierte Teilungen. Alle vegetativen Individuen, die sich auch hier nur durch Zweiteilung fortpflanzen, sind also im Gegensatz zu den Conjugaten diploid, was durch die doppelten conjugierten Kerne außerordentlich deutlich zu Tage tritt. Der letzte Akt der Befruchtung, die Caryogamie und die

darauf folgende Reduktion, findet erst bei Eintritt einer neuen Befruchtung statt. Diese vollzieht sich bei Kultur auf Agarplatten ungefähr nach 14 Tagen bei allen Individuen. Zwei diploide Amöben legen sich aneinander und encystieren sich gemeinsam. Jetzt erst copulieren die Abkömmlinge der Gametenkerne von der vorausgegangenen Befruchtung und auf die Caryogamie folgt in



Figur 3.

Teilung und Befruchtung von *Amöba diploidea* Hartm. & Nägler. *a-c* Zweiteilung, *d* Gametenvereinigung und Encystierung, *e* Caryogamie, *f, g* Reduktionsteilung, *h* reife Zygote und deren Keimung.

jedem Copulanten, wie bei *Spirogyra* sofort eine zweimalige Kernteilung, die wir wohl der Reduktionsteilung in der Zygote von *Spirogyra* gleichsetzen dürfen, wenn auch eine Zahlenreduktion der Chromosomen mangels Ausbildung zählbarer Chromosomen nicht feststellbar ist. Dafür ist aber der diploide Zustand durch die zwei conjugierten Kerne, der haploide durch einen Kern als solcher genügend gekennzeichnet. Bei dieser Amöbe gibt es demnach umgekehrt wie bei den conjugaten Algen, nur eine haploide Zelle, die Gamete; alle übrigen Individuen sind diploid. Die endgültige Caryogamie und die Reduktion sind verschoben bis zu einer neuen Befruchtung.

Das gleiche gilt aber auch für alle tierischen Organismen, Metazoen wie Protozoen, sowie die Diatomeen unter den Algen, auch wenn die Gametenkerne sofort in der Zygote verschmelzen. Denn in all diesen Fällen handelt es sich offenbar nur um eine scheinbare Verschmelzung der Erbmasse, in Wirklichkeit bleiben, wie gerade der doppelte Chromosomenbestand lehrt, die generativen Teile der Gametenkerne, die Chromosomen gesondert, wenn sie auch in eine einzige Kernhöhle eingeschlossen sind. Diese im Prinzip stets vorhandene Sonderung tritt auch bei manchen Metazoen morphologisch noch in den — besonders von HÄCKER und RÜCKERT beschriebenen — sog. gonomeren Kernen hervor. Bei Myxosporidien, Haplosporidien sowie vor allem bei Ascomyceten, Uredineen und Basidiomyceten ist der diploide Zustand wie bei der *A. diploidea* durch 2 gesonderte Kerne repräsentiert.

Es fragt sich nun, welches ist das ursprüngliche Verhalten, die sofortige Reduktion in der Zygote oder die nachträgliche in der Gamete. Ich bin im Gegensatz zu manchen Botanikern geneigt, den letzteren Fall, der sich bei den verschiedensten primitiven Protozoen findet, als den ursprünglicheren zu betrachten, doch ist diese Frage gegenwärtig wohl noch nicht zu entscheiden. Zwei Folgerungen ergeben sich aber mit zwingender Notwendigkeit aus den Verhältnissen bei den Conjugaten und der *Amöba diploidea*:

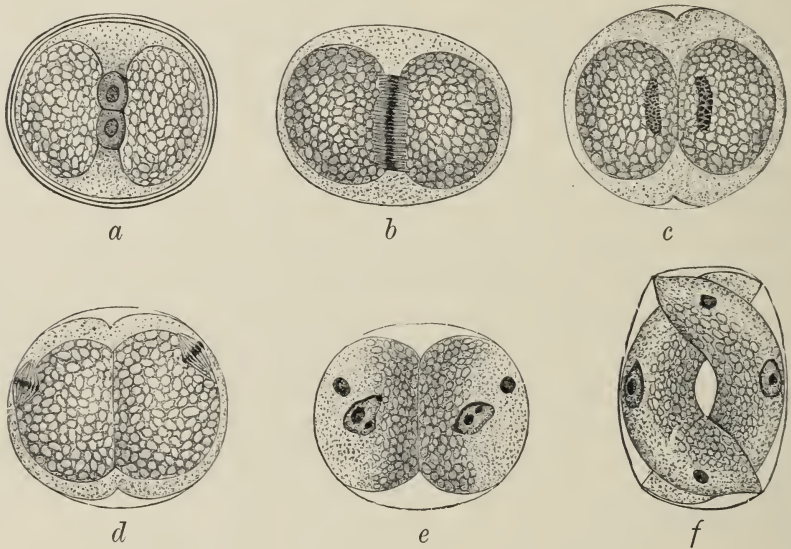
1. Die Zahlenreduktion durch zweimalige Kernteilung gehört unbedingt mit zur Befruchtung, sie ist die Folge der Befruchtung, gleichgültig, ob sie nach einer oder vor einer Befruchtung stattfindet, und ist allein hieraus zu verstehen. Alle Versuche, die Entstehung der Reduktion mit der multiplen Fortpflanzung genetisch in Zusammenhang zu bringen, auf die wir weiterhin noch zu sprechen kommen, berücksichtigen nicht die Vorgänge bei den primitiven Protisten, bei denen es nur Zweiteilungen und Hologamie gibt, sie

verkennen den ursprünglichen klaren Zusammenhang mit der Caryogamie und suchen daher vergeblich in sekundären Beziehungen die Wurzel der Reduktion. Damit hängt aufs engste die zweite Folgerung zusammen, zu der die Betrachtung der Hologamie führt, nämlich:

2. Fortpflanzung und Befruchtung sind ursprünglich zwei ganz unabhängige Vorgänge; denn gerade hier bei der primitivsten Form der Befruchtung, der Hologamie, bedeutet ja das Eintreten einer Befruchtungsepidemie keine Vermehrung, sondern eine Verminderung, eine Halbierung der Individuenzahl. Das trifft für jede hologame Befruchtung zu, die außer bei Conjugaten sich noch bei verschiedenen Protozoen, wie Heliozoen und Flagellaten (*Scytomonas* sowie *Monas* und *Chlamydomonas*), ferner bei Diatomeen ganz nach dem Schema der *Amöba diploidea* findet, d. h. mit nachträglicher Reduktion vor der nächsten Befruchtung. Eine Zahlenreduktion hat schon R. HERTWIG für *Actinosphaerium* wahrscheinlich gemacht, für die Diatomee *Surinella* hat sie neuerdings KARSTEN sichergestellt, während für die übrigen Fälle nur das Abortivwerden zweier oder dreier Kerne vor der Befruchtung dafür herangezogen werden kann. Auch die Fälle von extremer Autogamie bei manchen Flagellaten und Hefen, die als rückgebildete Hologamie aufzufassen ist, beweisen die Unabhängigkeit von Fortpflanzung und Befruchtung; denn hier ist wie z. B. bei *Trichomastix lacertae* die Zahl der Individuen vor und nach der Befruchtung die gleiche.

Legen wir uns nun die Frage vor, ob wir im Falle der Einschaltung einer hologamen Befruchtung zwischen gewöhnliche Zweiteilungen, einen Generationswechsel vor uns haben, so glaube ich dies im Gegensatz zu der neueren Auffassung vieler Botaniker verneinen zu müssen; denn wir haben ja bei der Hologamie überhaupt keine besondere Generation, keine Fortpflanzung, sondern nur eine Befruchtung, die zwischen eine größere oder kleinere Anzahl von Fortpflanzungsvorgängen derselben einfachsten Art eingeschoben sein kann. Es ließe sich ja vielleicht einwenden, daß die Reduktion eine besondere Fortpflanzung darstelle, und daß die Fälle von *Amöba diploidea* und den anderen hologamen Protozoen sowie der von *Spirogyra*, bei denen drei Kerne zugrunde gehen und nur einer Verwendung findet, sekundär durch Rückbildung der Zellteilung entstanden seien. Vielleicht mag diese Auffassung für die conjugaten Algen zutreffen, da wir hier alle drei Möglichkeiten in dem Verhalten der vier Reduktionskerne antreffen; bei *Spirogyra* findet nur einer Verwendung, bei manchen *Zygnema*-Arten und

bei *Closterium* zwei (Fig. 4) und bei *Mesotaenium* offenbar alle vier, und letztere können wohl als die primitiveren Formen angesprochen werden. Bei den hologamen Protozoen sind dagegen gerade bei den primitiven Formen die Reduktionskerne bis auf einen abortiv und es läßt sich theoretisch sehr gut denken, wenn auch natürlich ebenso wenig wie das Gegenteil streng beweisen, daß das der ursprünglichere Zustand sei. Aber selbst wenn das Abortivwerden der Kerne eine sekundäre Erscheinung wäre, so kämen bei noi-



Figur 4.

Keimung der Zygote von *Closterium*. *a* Zygote vor der Caryogamie, *b* 1. Mitose im ausgeschlüpften Zygoteninhalt, *c* Zweikernstadium, *d* 2. Mitose, *e* Zweizellstadium mit je einem Groß- und Kleinkern (Reduktionskern), *f* Ausgestaltung der Keimlinge. Nach Klebahn aus Oltmanns.

maler Verwendung der Kerne zur Zellteilung doch auch nur eine oder zwei einfache Zweiteilungen heraus und keinerlei besonderer Generation.

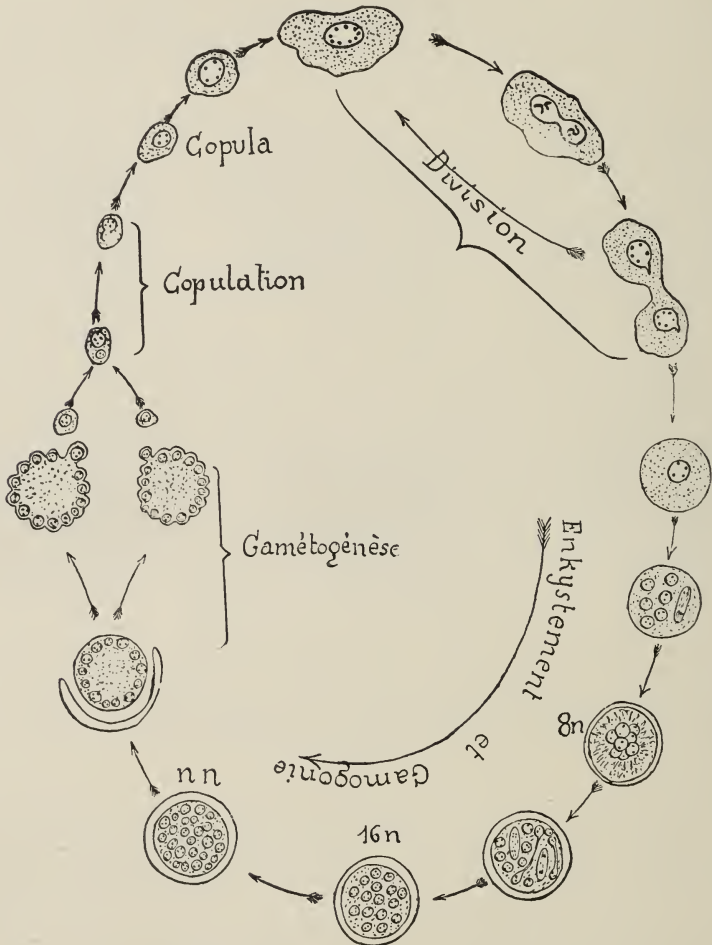
Auf jeden Fall müssen wir an der Tatsache festhalten, daß die hologame Befruchtung ein von Fortpflanzung völlig unabhängiger Lebensvorgang ist. Dieser Vorgang erscheint nicht einmal, wie die Fortpflanzung, zur Erhaltung der Art unbedingt notwendig, sondern der Organismus hat nur die Fähigkeit, unter besonderen äußeren und inneren Bedingungen eine Befruchtung durchzuführen, wie dies zuerst KLEBS 1893—96 durch seine zoologischerseits lange nicht genug gewürdigten experimentellen Untersuchungen über die Bedingungen der Fortpflanzung und Befruchtung

bei Algen zuerst nachgewiesen hat. Das gleiche Resultat haben auch neuerdings die Zuchten von WOODRUFF an Paramaecien ergeben, der bei geeigneter Kultur tausende Generationen ohne Conjugation züchten konnte; ferner die Versuche von ERDMANN an *Amöba diploidea*. Ja diese Amöbe verliert sogar bei fortgesetzter Kultur ohne Befruchtung die Befähigung, unter den sonst hierfür gültigen Außenbedingungen zu kopulieren, sie wird experimentell apogam. Durch die fortgesetzte asexuelle Kultur haben die inneren Bedingungen eine Änderung erfahren, und die Amöbe kann nur auf ganz kompliziertem Wege wieder zur Befruchtung gebracht werden.

Doch wieder zurück zu unserm eigentlichen Thema, dem Generationswechsel. Ein solcher ist fakultativ bei Protozoen erst möglich, wenn die Befruchtung sich mit besonderen Vermehrungsvorgängen kombiniert, und die Gameten nicht mehr gewöhnliche vegetative Individuen, sondern kleinere Fortpflanzungskörper darstellen, gleichgültig, ob dieselben aus rasch aufeinanderfolgenden Zweiteilungen, oder aus einer Vielfachteilung (multiple Teilung, Zerfallteilung) hervorgehen. Der Übergang von der einfachen Zweiteilung zu einer multiplen Vermehrung ist bei Protozoen außerordentlich leicht und kann z. B. bei manchen Amöben durch Kultur bei höherer Temperatur experimentell erzielt werden. Bei Trypanosomen findet häufig zu Beginn einer Infektion eine Vielfachteilung statt und auch bei manchen anderen Protozoen ist sie durch alle Übergänge mit der gewöhnlichen Zweiteilung verbunden. Eine multiple Teilung ist somit nur eine zeitliche Zusammenziehung verschiedener Zweiteilungen und darf zu letzterer nicht in so scharfen Gegensatz gestellt werden, wie dies KLEBS (1896 u. 1913) getan hat.

Eine solche multiple Vermehrung kann nun in verschiedener Weise zwischen zwei Befruchtungsvorgängen zur Ausbildung kommen. Sie kann beliebig neben der gewöhnlichen Zweiteilung unter bestimmten äußeren Bedingungen eintreten, wie bei den erwähnten Fällen von Trypanosomen und Amöben; oder sie kann an ganz bestimmter Stelle fixiert werden; sei es, daß nur die letzten Teilungen vor einer Befruchtung einen derartigen Charakter annehmen, oder nur die ersten Teilungen nach einer Befruchtung oder endlich, daß alle Vermehrungsvorgänge sich nach diesem Modus vollziehen. Nur in dem Falle, wo die Gameten aus einer fixierten multiplen Vermehrung hervorgehen, die Befruchtung sich also in Form einer sogenannten Merogamie vollzieht, kann man von einer geschlechtlichen Fortpflanzung, einer Gamogonie, reden.

Alle asexuellen multiplen Vermehrungsvorgänge bezeichnen wir als Agamogonie (Agameten). (Gameten und Agameten können morphologisch gleich sein, in weitaus den meisten Fällen tritt aber auch ein morphologischer Unterschied hinzu.) Manchmal wird die asexuelle Vermehrung durch einfache Zweiteilung auch bei merogamen Formen



Figur 5.

Schema des Entwicklungszyklus von *Entamoeba blattae*. Nach Mercier aus Hartmann.

noch weiter beibehalten und nur die Gameten entstehen durch multiple Teilung, das ist z. B. bei den Entamöben sowie vielen Thecamöben der Fall (Fig. 5). Vor der Befruchtung scheint somit eine multiple Fortpflanzung am ehesten erblich festgelegt zu werden.

Die Reduktion ist auch bei merogamer Befruchtung der Protozoen an die beiden letzten Kernteilungen vor der Befruchtung

geknüpft. Aber im Gegensatz zur fraglos primitiveren Hologamie werden keine abortiven Kerne gebildet, sondern die vier Kerne finden, wie bei der Spermatogenese der Metazoen gleichmäßig Verwendung, sie werden von Zellteilungen begleitet, jeder Kern wird hier zu einem Gametenkern. Eine echte Zahlenreduktion ist bisher nur bei Gregarinen von MULSOW (Fig. 6 a u. b) sowie bei *Opalina* von METCALF nachgewiesen¹⁾. Doch sind nach SCHAUDINN, LISTER und WINTER bei Foraminiferen die beiden letzten Kernteilungen durch einen besonderen mitotischen Teilungsmodus vor den früheren multiplen Kernvermehrungen aufgezeichnet, so daß sie mit größter Wahrscheinlichkeit als Reduktionsteilungen angesprochen werden können. Bei Radiolarien sind, nach nicht ganz zu Ende geführten Untersuchungen von HUTH und mir



Figur 6.

Reduktion von Gregarinen (a, b) und Coccidien (c), *Cyclospora caryolytica*.

an *Thalassicolla* und *Collozoum* die letzten Gametenkernteilungen offenbar mit einer Zahlenreduktion der Chromosomen verbunden. In der Gruppe der Sporozoen (Gregarinen-Coccidien), bei der alle Übergänge von morphologischer Isogamie bis zu extremer Oogamie sich finden, ist nun mit der Ausbildung der extremen Oogamie bei Coccidien — und dasselbe gilt für die Plasmodiden — zweifellos die Fortpflanzung in der weiblichen Generation unterdrückt, so daß die geschlechtliche Fortpflanzung hier sekundär wegfällt. Bei der Reduktion bleibt nur ein Kern erhalten, die übrigen werden, wie bei der Hologamie, hier aber sicher sekundär, abortiv. Eine solche

¹⁾ Auch bei den typischen Infusorien, deren Befruchtung durch Conjugation von einer Merogamie abzuleiten ist (LÜHE, POPOFF, HARTMANN), ist eine Zahlenreduktion festgestellt (PRANDTL bei *Didinium*, CALKINS und CHULL bei *Paramecium*, ENRIQUES bei *Chilodon* und POPOFF bei *Carchesium*). Hier gehen aber bekanntlich drei Gonenkerne zugrunde und nur einer bleibt erhalten.

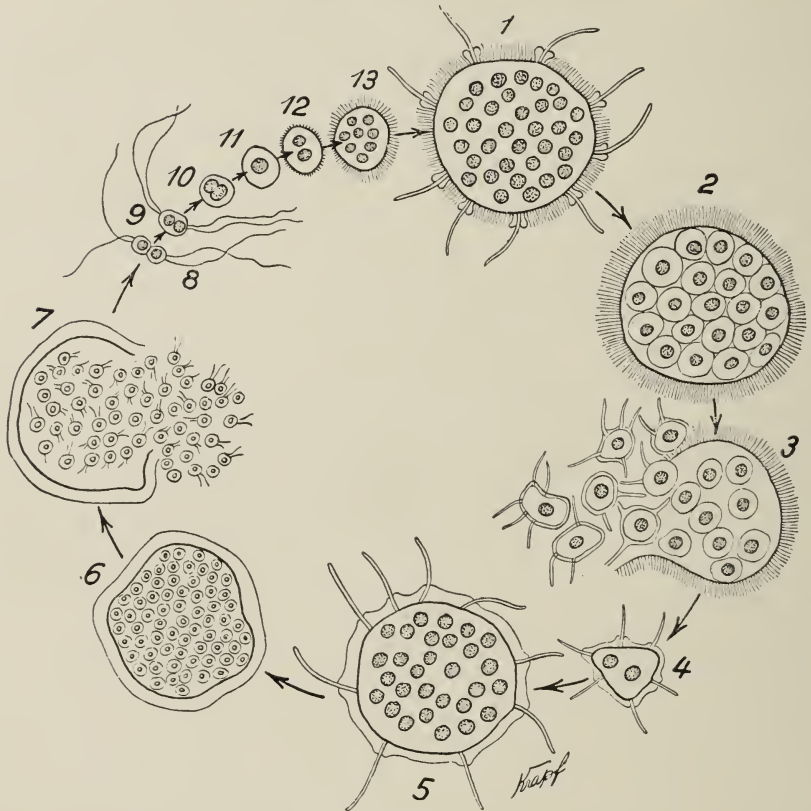
Art der Reduktion mit abortiven Reduktionskernen ist bisher nur von SCHAUDINN für *Cyclospora caryolytica* (Fig. 6c) und von JOLLOS für *Adelea ovata* gefunden, und zwar bei der Art der Kernteilung der Coccidien ohne Nachweis einer Zahlenreduktion. Doch sprechen noch andere Beobachtungen dafür, daß bei Coccidien die Reduktion vor der Befruchtung stattfindet. So hat REICH bei dem Kaninchencoccid beobachtet, daß ähnlich, wie bei den Foraminiferen, die letzte oder die zwei letzten Kernteilungen bei der Microgametenbildung einen besonderen promitotischen Charakter aufweisen, und bei der Microgametenbildung von *Adelea* entstehen bekanntlich vier Microgameten, von denen drei abortiv werden und nur einer zur Befruchtung gelangt, beides Vorgänge, die, wenn sie auch keine Zahlenreduktion beweisen, so doch immerhin für das Vorhandensein der Reduktion an dieser Stelle im hohen Grade sprechen. Auch der Umstand, daß bei den so nah verwandten Gregarinen eine Zahlenreduktion an der gleichen Stelle sichergestellt ist, läßt sich zugunsten dieser Ansicht anführen.

Ehe wir nun die Generationswechselfrage bei Protozoen mit merogamer Befruchtung näher besprechen, muß noch auf die Auffassung der Reduktion eingegangen werden, die HAECKER seit einigen Jahren verschiedentlich vertritt. HAECKER hatte bei *Oroslena*, einem monozoen Radiolar, die Aufteilung des großen polyenergiden Kerns in seine Einzelemente beobachtet und als „Reduktion im großen Stile“ gedeutet. In derartigen Sporenbildungsvorgängen sieht er nun die phylogenetische Wurzel der Reduktionsteilungen. Die multiple Teilung der Radiolarien hat aber überhaupt nichts mit Reduktion zu tun, wie schon daraus hervorgeht, daß bei ihnen echte Zahlenreduktion an die letzten Kernteilungen bei der Gametenbildung geknüpft ist, wie das auch für alle anderen Protozoen mit merogamer Befruchtung zutrifft. Neuerdings faßt HAECKER auch seine Ansicht dahin, daß die Reifungsvorgänge den Charakter von rudimentären Sporenbildungsprozessen haben. Diese Ansicht ist fraglos insofern zutreffend, als bei Protozoen mit merogamer Befruchtung die Reduktion mit Sporen (Gameten) -bildung verknüpft ist, die teilweise abortiven Charakter annehmen kann, wie wir das bei der Reifung von Coccidien sowie den Microgameten von *Adelea* kennen gelernt haben. Das gilt auch, wie HAECKER richtig ausführte, für die Infusorien; denn deren Befruchtung durch Conjugation ist offenbar (wie vor allen Dingen LÜHE und POPOFF gezeigt haben) eine abgeleitete rückgebildete Merogamie. Ganz unzulässig ist es dann aber, mit HAECKER die Kernvorgänge der Infusorien nach der

Conjugation, die zur Wiederherstellung der gewöhnlichen agamen Individuen führen und bei den meisten Formen mit abortiven Kernteilungen verknüpft sind, mit den Reifungsvorgängen in Verbindung zu bringen. HAECKER bezeichnet diese Vorgänge als Nachreife (metagame Reife) und stellt sie mit der echten Reduktion der conjugaten Algen in eine Reihe. Die betreffenden Vorgänge haben jedoch mit Reduktions- oder Reifeteilungen überhaupt nichts zu tun, was schon daraus hervorgeht, daß bei *Chilodon* derartige abortive Kernteilungen vollkommen fehlen (ENRIQUES). Die sogenannte Nachreife der Conjugaten ist dagegen, wie wir oben gesehen, eine echte Reduktion und als solche der echten Reduktion der Infusorien vor der Befruchtung („Vorreife“), bei der ja auch Zahlenreduktion sicher nachgewiesen ist, homolog. Es gibt eben im Entwicklungsgang eines Organismus zwischen zwei Befruchtungen nur eine Reduktion und das ist die Zahlenreduktion, gleichgültig, ob sie nach oder vor einer Befruchtung stattfindet; gleichgültig auch, ob sie mit abortiven Kernen einhergeht, oder alle Kerne Verwendung finden. Die phylogenetische Ableitung der Reduktion von Sporenbildung kann zudem aber überhaupt keine Erklärung der Reduktion geben, denn bei den primitiven Protozoen gibt es ja, wie wir gesehen haben, überhaupt keine Vielzellbildung, sondern nur Zweiteilungen und hier ist die Reduktion entweder mit abortiven Kernen verbunden, wie bei hologamen Protozoen oder ganz oder teilweise an gewöhnliche Zweiteilungen geknüpft, wie bei *Closterium* und *Mesotaenium*.

Wie schon oben erwähnt, kann man bei allen Protozoen mit merogamer Befruchtung eine geschlechtliche Fortpflanzung (Gametogonie) und da außerdem die asexuelle Vermehrung unbehindert weiterbestehen kann, auch einen primären Generationswechsel annehmen. Dieser primäre Generationswechsel ist zunächst vollkommen fakultativ und die sich verschieden fortpflanzenden Generationen können morphologisch entweder gleich oder verschieden sein. KLEBS hatte nun bei einer Reihe von Algen nachgewiesen, daß die agame resp. gametische Fortpflanzung von verschiedenen Außenbedingungen (Licht, Temperatur, Nährsalze usw.) abhängig ist, und dasselbe trifft wahrscheinlich auch für viele freilebende Protozoen zu. Experimentelle Beweise liegen zwar bisher über Protozoen, wenn wir von *Amöba diploidea* und Infusorien absehen, nicht vor. Bei verschiedenen freilebenden Formen, speziell Foraminiferen und Flagellaten, haben wir Versuche nach dieser Richtung begonnen, und bei dem Phytoflagellat *Stephanosphaera* hatte ich bereits vor elf Jahren die Ergebnisse von KLEBS experi-

mentell bestätigen können, war jedoch aus äußeren Gründen zu einer Wiederholung und eingehenden Publikation dieser Versuche bisher nicht gekommen. Wie KLEBS bei *Vaucheria* und *Hydrodictium*, so konnte ich auch bei *Stephanosphaera* nicht nur die sexuelle Fortpflanzung ausscheiden, sondern unter andern Bedingungen auch die agame, so daß aus den befruchteten Zygoten direkt wieder



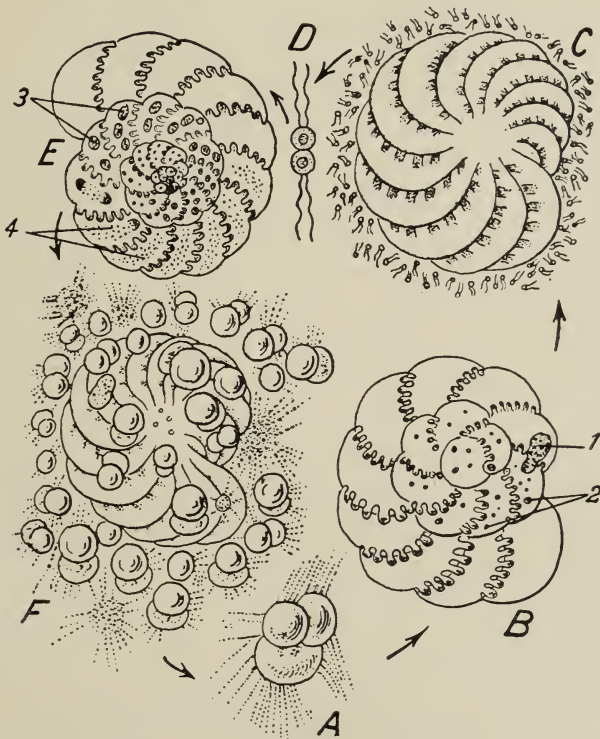
Figur 7.

Schema des Entwicklungszyklus von *Trichosphaerium sieboldi*. 1—3 agame multiple Teilung, 5—7 Gametogonie, 8—10 Copulation. Nach Schaudinn aus Goldschmidt-Selenka.

Geschlechtsformen hervorgingen. In ganz ähnlicher Weise sind bei Infusorien, besonders von ENRIQUES bei *Chilodon* Fälle von Wiederconjugation bei Exconjuganten beobachtet worden. Diese Beobachtungen und Experimente zeigen uns klar den rein fakultativen Charakter des Generationswechsels bei diesen Formen.

Für Foraminiferen und Sporozoen erscheint dagegen der Generationswechsel im wesentlichen festgelegt, er ist nicht mehr fakultativ, sondern normalerweise obligatorisch und außerdem

mit mehr oder minder weitgehenden morphologischen Änderungen der Individuen wie ihrer Fortpflanzung, verbunden. So pflanzt sich nach SCHAUDINN bei *Trichosphaerium sieboldi* (Fig. 7) die aus der Zygote entstehende durch einen Stäbchenbesatz ausgezeichnete ungeschlechtliche Form (Agamont) durch amoeboiden Agameten fort, die sich stets zu gameten-liefernden Gamonten entwickeln. Durch die Copulation der geißeltragenden Gameten entsteht wieder die Zygote, worauf der Kreislauf von neuem beginnt. Bei Foraminiferen (Fig. 8) bildet das makrosphärische Individuum Gameten,



Figur 8.

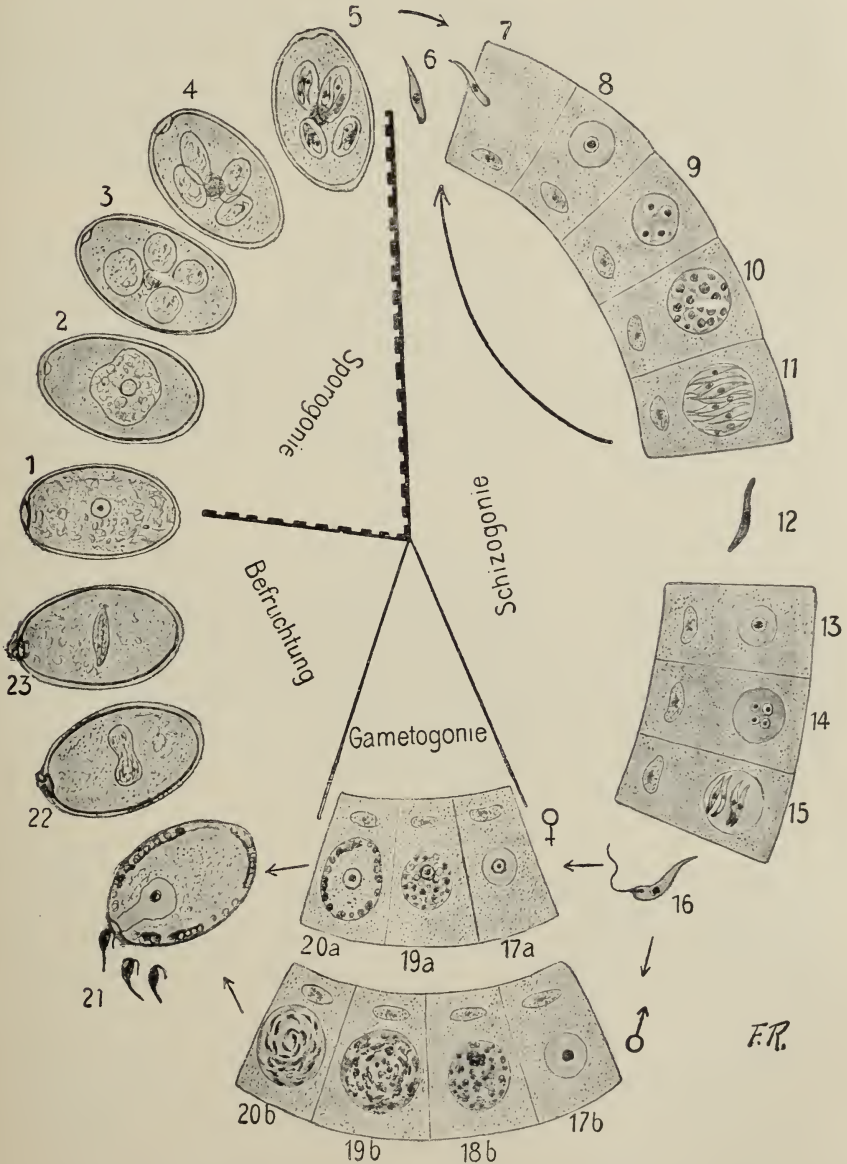
Schema des Entwicklungszyklus von *Polystomella*. A bis C Makrosphärische Generation mit Gametenbildung (C), 1 Macronucleus, 2 Sekundärkerne, E u. F mikrosphärische Generation mit Agametenbildung (F). Nach Schaudinn aus Selenka-Goldschmidt.

aus deren Copulation sich mikrosphärische Formen entwickeln. Diese bilden größere ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper (Agameten), die wiederum makrosphärischen Individuen den Ursprung geben. Vielfach herrscht nun die Ansicht, daß makrosphärisches Individuum mit Geschlechts-Individuum (Gamont) und mikrosphärisches mit ungeschlechtlichem (Agamont) gleichbedeutend

sei, daß also die morphologische Verschiedenheit der beiden Formen mit ihrer verschiedenen Fortpflanzung stets zusammenhänge. Das ist aber nur insoweit zutreffend, als wegen der Kleinheit der Gameten resp. Zygoten, die sich daraus entwickelnde Generation eine kleinere Anfangskammer besitzt, mikrosphärisch ist, während die aus den größeren Agameten (Amöbosporen) sich entwickelnden Formen größere Anfangskammern haben, also makrosphärisch sind. Die makrosphärischen Individuen müssen aber nicht Gameten bilden, sondern können wie das LISTER bei *Polystomella* und andern Arten beobachtet hat, wieder Agameten liefern, so daß makrosphärisches Individuum und Gamont durchaus nicht immer identisch sind. Ich halte es für möglich, das (genau so wie bei Grünalgen und Phytoflagellaten, nach den Versuchen von KLEBS, PEEBLES und mir) sowohl die Gametenbildung beliebig lange ausgeschaltet werden kann, als auch vielleicht umgekehrt, die agame Generation sich unterdrücken ließe, so daß nur geschlechtliche Vermehrungen, und zwar in diesem Falle gerade bei mikrosphärischen Individuen stattfänden. Bestätigen sich meine Erwartungen, Versuche dazu an *Trichosphaerium* wie *Polystomella* sind im Gange, dann würde man den ausgesprochen obligatorischen Generationswechsel experimentell in einen fakultativen umwandeln können.

Streng obligatorisch ist nun der Generationswechsel bei den Sporozoen. Bei den Coccidien (Fig. 9) und in gleicher Weise bei den Malariaparasiten, vollzieht sich in der Cystozygote eine agame Vermehrung, die hier Sporogonie genannt wird, dann folgt nach Infektion eines neuen Wirtes eine unbestimmte Zahl von weiteren agamen multiplen Teilungen von ganz anderer morphologischer Ausbildung, die Schizogonien, und schließlich entwickelt sich eine Geschlechtsgeneration, die im weiblichen Geschlecht infolge Rückbildung der Zellteilungen allerdings nur aus einer Zelle, der Macrogametocyte, besteht, während sie im männlichen Geschlecht ihren Charakter als merogamer Gamont, wie ihn die verwandten Gregarinen in beiden Geschlechtern aufweisen, beibehalten hat. Anfangs hatte man die erste Generation in der Zygote fälschlicherweise zur Geschlechtsgeneration hinzugerechnet, was aber, wie ich schon vor elf Jahren zeigte, nicht angängig ist und zu ganz falschen Homologien führt. Denn überall sonst, bei Tieren, Pflanzen und Thallophyten schließt die Geschlechtsgeneration stets mit der Gametenbildung und Befruchtung ab, und die weiterhin am befruchteten Ei, der Zygote sich abspielenden Entwicklungs- und Vermehrungsvorgänge gehören der folgenden, der ersten agamen

Generation an. Wie die gametenbildende Generation eine besondere Form und besondere Vermehrung gewinnen kann, so kann sich auch die erste agame Generation infolge besonderer biologischer Bedingungen besonders ausbilden. Auch bei vielen Grünalgen finden wir vielfach die erste agame Generation besonders aus-



Figur 9.

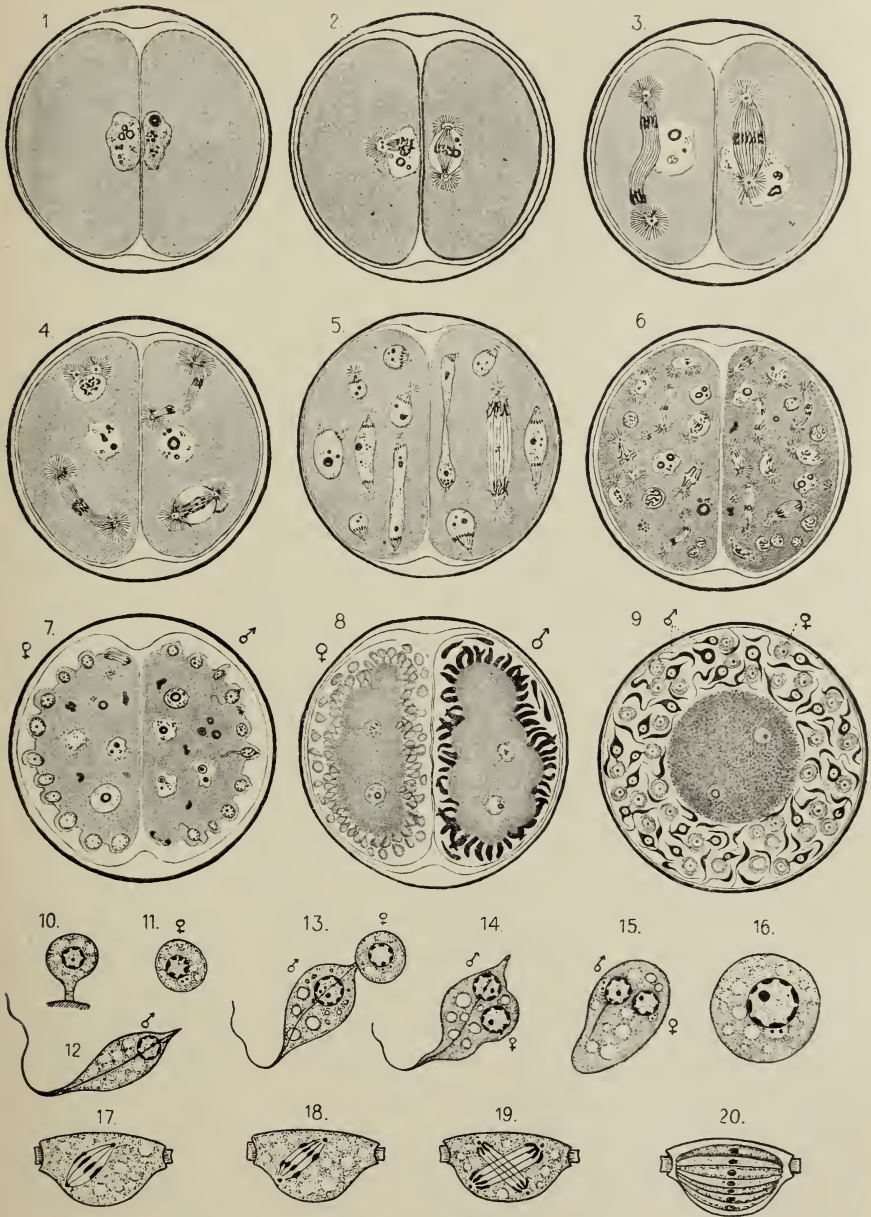
Schema des Entwicklungszyklus von *Eimeria stiedae*. Nach Reich aus Hartmann.

gebildet, wie PRINGSHEIM schon 1878 hervorgehoben hat. Nach der gegenwärtigen Auffassung der Botaniker würde man sogar eher umgekehrt die Schizogonien, deren Zahl ja variabel ist und außerordentlich abgekürzt werden kann — bei Malaria können schon beim ersten Anfall neben Schizonten Geschlechtsformen auftreten —, als Nebenfruchtform mit zur Geschlechtsgeneration hinzuziehen. Der Auffassung, daß die Geschlechtsgeneration nicht zur Sporogonie hinzugehört, hat auch SCHAUDINN und die meisten Zoologen und Protozoologen zugestimmt (siehe DOFLEIN, LÜHE USW.) und nur selten begegnet man in neueren Arbeiten der alten falschen Ansicht (was vielleicht nur einer gewissen Nachlässigkeit gegenüber exakter Begriffsbildung zuzuschreiben ist).

Bei den Eugregarinen (Fig. 10) finden sich nur zwei Generationen, da die Schizogonie gegenüber den verwandten Coccidien hier fehlt. Der Verlust an Vermehrung wird ausgeglichen durch eine außerordentlich reiche Gametenbildung. Geschlechtsgeneration und Sporogonie sind außerdem innerhalb einer Cyste eingeschlossen, so daß die Vermehrung auf einen Punkt zusammengezogen wird.

Mit diesen Vorgängen sind aber die Entwicklungsmöglichkeiten der Sporozoen nicht erschöpft. Bei manchen Gregarinen sowie den Malaria-Parasiten kommt nämlich noch eine parthenogenetische Entwicklung vor, die biologisch von großer Bedeutung ist. Wie SCHAUDINN gefunden hat, beruht nämlich das Auftreten von Recidiven bei Malariaerkrankungen auf parthenogenetischer Entwicklung der beim Abklingen des akuten Anfalles allein übrigbleibenden Macrogametocyten, die nach Ausstoßen eines Reduktionskernes, eventuell nach einem parthenogametischen Ersatz der Befruchtung direkt zu Schizonten werden. Hier fällt also normalerweise die erste agame Generation, die Sporogonie aus. Das legt den Gedanken nahe, daß es auch bei den Sporozoen möglich sein könnte, den obligatorischen Generationswechsel zu brechen, wenn es gelänge, nach Beherrschung der Kultur die Bedingungen für die verschiedenen Arten der Fortpflanzung festzustellen. Theoretisch bestände jedenfalls recht gut die Möglichkeit, auch hier die eine oder andere Generation auszuschalten. Die Schwierigkeiten dürften allerdings bei den Sporozoen ganz besonders groß sein. Immerhin liegt ganz neuerdings eine Angabe von PEREKROPOFF vor, die dazu ermutigt. Bei künstlicher Kultur von Malaria-Parasiten auf Blutnährböden nach BASS soll nämlich die Zygote, die hier Ookinet genannt wird, in einen Erythrocyten einrücken, und wie ein Schizont sich vermehren. Wenn diese Angaben sich bei

weiterer Prüfung bestätigen — die gegebenen Beweise scheinen mir bisher noch nicht ausreichend —, dann läge hier schon der Fall einer experimentellen Ausschaltung der Sporogonie vor.



Figur 10.

Gametogonie und Sporogonie von *Styllorhynchus longicollis*. 1—9 Bildung der weiblichen (♀) und männlichen (♂) Gameten innerhalb der gemeinsamen Cyste. 10—12 Gameten, 13—16 deren Copulation, 17—20 Sporogonie in der Zygote (Sporocyste). Nach Léger, etwas schematisiert aus Tönniges.

Prinzipiell die gleichen Verhältnisse bezüglich des Generationswechsels wie bei den merogamen Protozoen finden sich auch bei den merogamen Tallophyten. Als Hauptkomplikation kommt bei ihnen nur die Ausbildung kolonialer Verbände oder echter vielzelliger Individuen hinzu. Im Gegensatz zu dem Generationswechsel der Foraminiferen und Sporozoen ist die Generationsfolge bei Grünalgen, teilweise auch bei den Braunalgen, meist vollkommen fakultativ und, wie die mehrmals erwähnten Versuche von KLEBS gezeigt haben, in weitgehendstem Maße von Außenbedingungen abhängig. Bei einer Reihe von Formen wie *Acetabularia*, ist die agame Fortpflanzung gänzlich ausgefallen, bei anderen hat die erste agame Generation eine besondere morphologische Ausbildung gewonnen, indem die Zygote bei der Keimung entweder sofort vier Sporen liefert, wie z. B. bei *Ulothrix* oder eine noch größere Anzahl zur Ausbildung bringt, wie bei *Coleochaete* und *Oedogonium*. Auch die Carposporenbildung der Florideen ist meiner Meinung nach in dieser Weise aufzufassen und mit der Sporogonie der Sporozoen homolog zu setzen. Derartige Verhältnisse können sich offenbar in den verschiedensten Protistengruppen in paralleler Weise ausgebildet haben (Gregarinen, Coccidien, verschiedene Grünalgen und Rotalgen). Bei der ursprünglichsten Gruppe unter den Grünalgen, den Chlamydomonaden, die man mit demselben Recht auch zu den Protozoen (Flagellaten) stellen kann, werden bei der Keimung der Zygote bei nahverwandten Arten ein, zwei, vier oder mehr Flagellaten (Zoosporen) gebildet, ein Verhalten, das deutlich den noch labilen Charakter dieser ersten agamen Vermehrung zeigt, und ich vermute daher, daß es hier leicht gelingen wird, die Verhältnisse experimentell abzuändern und ineinander überzuführen.

Aus einer solchen besonderen ersten agamen Generation nach Art der Sporogonie der Gregarinen, der mikrosphaerischen Generation von Foraminiferen, der Carposporenbildung der Florideen und der Zoosporenbildung von *Coleochaete* und *Oedogonium* ist nun meiner Meinung nach auch der Sporophyt der Moose und Farne entstanden und wie bei den Gregarinen durch Ausfall der Schizogonie wäre auch der besondere obligatorische Generationswechsel der höheren Pflanzen durch Ausfall der späteren agamen Generationen, wie etwa der Zoosporenbildung der Grünalgen und der Tetrasporenbildung der Florideen zustande gekommen. Diese Auffassung deckt sich mit den Anschauungen, die PRINGSHEIM schon im Jahre 1878 ausgesprochen hatte. Diese PRINGSHEIM'sche homologe Theorie des Generationswechsels gilt zwar bei den Botanikern meist als ab-

getan, sie erhält jedoch durch den Vergleich mit den Verhältnissen bei den Protozoen sehr wesentliche Stützen.

Demgegenüber vertreten nun die meisten Botaniker, die sich in der neueren Zeit über den Generationswechsel der Pflanzen geäußert haben, vollkommen andere Anschauungen, da, wie eingangs erwähnt, das Bestreben vorherrscht, den Generationswechsel mit dem Reduktionsvorgang in feste Verbindung zu bringen. Der Generationswechsel sei von Anfang an an den Wechsel der Chromosomenzahl geknüpft, er sei in Wahrheit ein antithetischer. Da die Pilze gegenüber den Algen keine wesentlichen Unterschiede aufweisen, letztere aber besser bekannt sind, sollen hier nur die Verhältnisse bei den Algen näher besprochen werden. Der Generationswechsel der Grünalgen wird meist so ausgelegt (CLAUSSEN, BONNET u. a.), daß unter der Annahme, die Reduktion vollziehe sich hier nach dem Schema der Conjugaten, der Sporophyt nur durch die diploide Zygote repräsentiert sei, und sämtliche agamen, zoosporenbildenden Generationen mit der geschlechtlichen zusammen den Gametophyten darstellten. Abgesehen von schwerwiegenden Bedenken, die wir teilweise ja schon kennen gelernt haben, liegt aber auch kein sicherer Beweis für die Richtigkeit der Annahme vor, daß die Reduktion stets in der Zygote stattfände. Zugunsten dieser Auffassung wird angeführt, daß bei Bildung der Gameten keine Chromosomenreduktion nachgewiesen sei und bei der Keimung der Zygote vielfach vier Zoosporen gebildet würden, die dann die Gonen oder Tetraden darstellten. Die bisher vorliegenden cytologischen Angaben bei der Gametenbildung — meist bezieht man sich auf DANGEARD'S Angaben bei Chlamydomonaden — sind aber nicht derart, daß eine Reduktion an dieser Stelle völlig ausgeschlossen erscheint, und die Vierteilungen in der Zygote beweisen erst recht nichts und sind auch in derselben Gattung z. B. *Chlamydomonas* durchaus nicht konstant. Mit dem gleichen Rechte könnte man auch die Vier- und Achtteilungen in den Zygoten (Sporocysten) von Gregarinen und Coccidien als Reduktionsteilungen betrachten und hier ist doch echte Reduktion bei der Gametenbildung sichergestellt, wenn auch erst nach vielen anfänglichen Mißerfolgen, trotz eingehender cytologischer Untersuchungen. Als sicherer Beweis, daß bei Grünalgen die Reduktion in der Zygote stattfindet, gilt nun allgemein die Angabe von ALLEN, daß bei *Coleochaete* die erste Kernteilung in der Zygote heterotypisch sei. Da aber ALLEN diese Vorgänge nicht zusammenhängend verfolgt und keine Zahlenreduktion der Chromosomen festgestellt hat, so kann auch das nicht als Beweis gelten. Denn der heterotypische

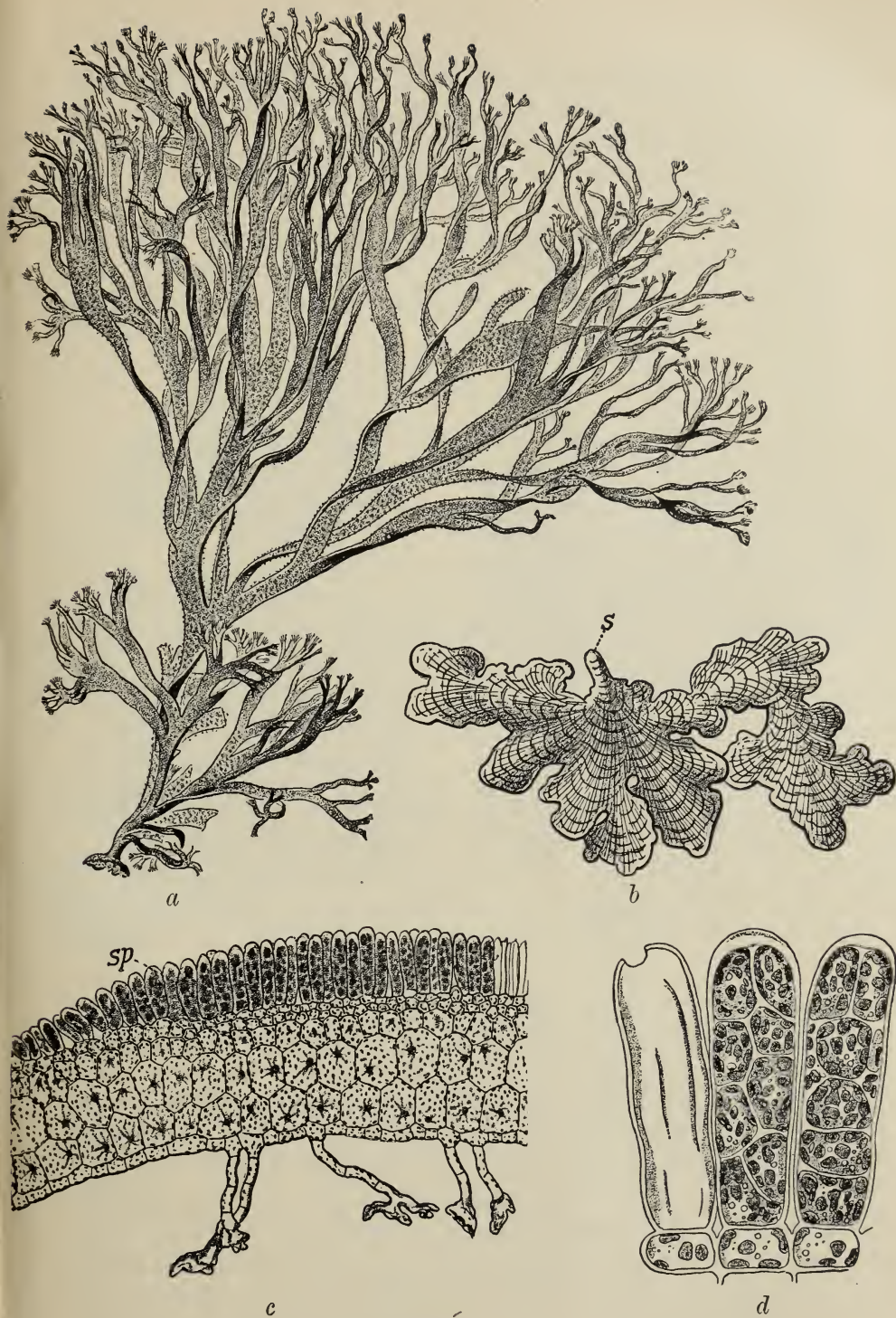
Charakter einer Kernteilung ist, wie von verschiedenen Seiten bei Metazoen (HAECKER, BONNEVIE), Protozoen (HARTMANN) und Pflanzen gezeigt wurde, durchaus nicht auf die Reduktionsteilungen beschränkt, sondern kann sich auch bei somatischen Kernteilungen finden. Ich will mit diesen Ausführungen durchaus nicht die Möglichkeit einer Reduktion in der Zygote mancher Grünalgen bestreiten, nur möchte ich darauf hinweisen, daß sie auch noch an anderer Stelle, speziell bei der Gametenbildung gesucht werden kann.

Die botanischen Anhänger des antithetischen Generationswechsels beziehen sich nun aber auf neuere Befunde bei Braun- und Rotalgen, bei denen die Reduktionsteilungen jetzt sichergestellt sind. Auch hier läßt sich jedoch die Generationswechselfrage noch in ganz anderem Lichte betrachten. Ich beschränke mich dabei auf die Besprechung der Verhältnisse bei den Phaeophyceen.

Bei den primitiven Formen, den Ectocarpaceen, findet sich eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporenbildung und eine geschlechtliche durch von den Zoosporen sich wenig unterscheidende morphologische Isogameten (die sich physiologisch jedoch als sexuell different erweisen). Beide Fortpflanzungsprodukte treten nacheinander an den gleichen Individuen auf, was ev. für ihre Abhängigkeit von Außenbedingungen spricht. Weibliche wie männliche Gameten können sich auch parthenogenetisch fortpflanzen; die Reduktion ist hier noch nicht gefunden, auch liegen noch keine experimentellen Ergebnisse über die Bedingungen der Untersuchungen vor. Daher sind von cytologischen und experimentellen Untersuchungen an dieser Familie wahrscheinlich interessante Ergebnisse zu erwarten.

Bei Cutleriaceen ist die ungeschlechtliche, zoosporenliefernde Generation von der gametenbildenden getrennt und auch morphologisch verschieden. Erstere wurde, ehe der genetische Zusammenhang bekannt war, als besondere Gattung *Aglaozonia* bezeichnet, in ähnlicher Weise, wie man bei den Coccidien früher die Gattungen *Eimeria* und *Coccidium* unterschieden hatte (Fig. 11). Nach YAMANOUCHI (1912) findet nun bei der Zoosporenbildung die Reduktion statt. Die *Aglaozonia* ist ein diploider Sporophyt wie bei Moosen und Farnen, und aus ihren Sporen entsteht der haploide Gametophyt, die *Cutleria*-Pflanze. Die von letzterer gelieferten Anisogameten (Fig. 12) geben nach der Befruchtung wieder die diploide *Aglaozonia*-Pflanze.

Bei *Dictyota* (Fig. 13) liegen die Verhältnisse ebenso, nur sind der unbewegliche Tetrasporenliefernde Sporophyt und der Gameto-



Figur 11.

Cutleria multifida a Cutleria-Form (Gametophyt), b *Aglaozonia*-Form (Sporophyt), c Querschnitt durch eine solche mit Zoosporangien (sp), d letztere stärker vergrößert. Aus Oltmanns.

phyt auch äußerlich gleich. Die Reduktion findet nach den Untersuchungen von WILLIAMS bei der Sporenbildung statt. Die Tetrasporenpflanze ist diploid, die Geschlechtspflanze haploid. Stets geht die eine aus der anderen hervor, wie HOYT (1910) auch durch Kultur bewiesen hat.

Bei *Fucus*, dem Endglied der Braunalgenreihe, fehlt die ungeschlechtliche Entwicklung ganz und die Reduktion findet im Oogon bei der Eibildung statt (STRASBURGER, YAMANOUCHI). Die extremen



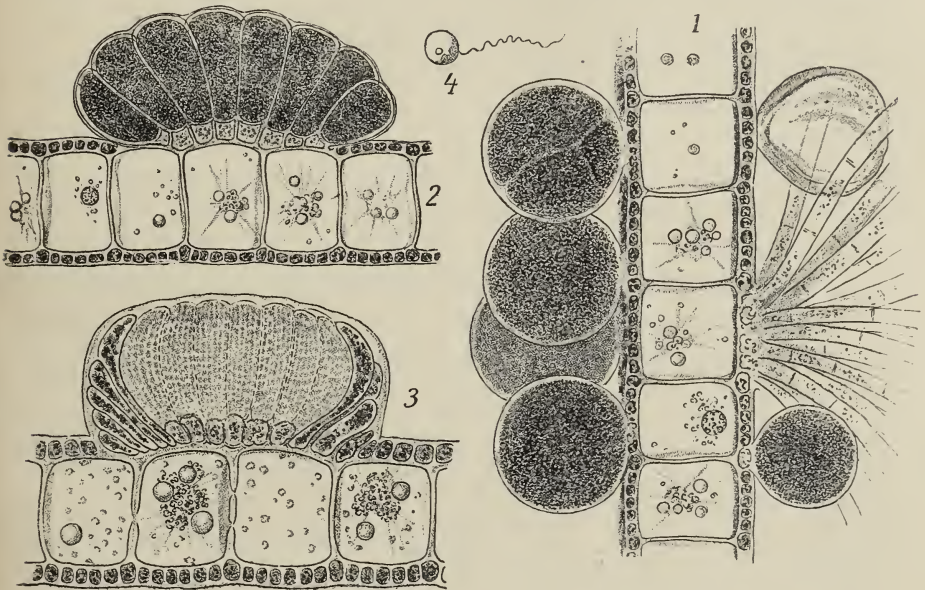
Figur 12.

Cutleria multifida. 1 weibliche Gametangien (Diozoen), 2 männliche Gametangien (Antheridien), 3 Spermatozoen, 4 bewegliches, 5 abgerundetes Ei im Moment der Befruchtung. Aus Oltmanns.

Verfechter des antithetischen Generationswechsels schließen nun folgerichtig: die diploide Geschlechtspflanze sei kein Gametophyt, sondern ein Sporophyt, und der Gametophyt sei nur durch die haploiden Zellen im Oogon repräsentiert. Diese Auffassung dehnten CHAMBERLAIN und WINKLER konsequent auch auf die Tiere aus; sie betrachten auch hier die geschlechtlich sich fortpflanzenden Metazoen als Sporophyten und nur die reifen Keimzellen als Gametophyten.

Trotz aller Logik in der Durchführung kann ich mich dieser Auffassung durchaus nicht anschließen, bin vielmehr mit OLTMANNs,

GÖBEL und einigen anderen Botanikern der Meinung, daß die Reduktionsteilungen mit dem Generationswechsel als solchem nichts zu tun haben und daß mithin die Basis der Schlußfolgerungen von CHAMBERLAIN, WINKLER USW. nicht richtig ist. Die Reduktion ist wie oben eingehend begründet, eine Folge der Befruchtung, die je nach den verschiedenen Organismen einmal sofort in der Zygote erfolgt, ein andermal an die Gametenbildung geknüpft ist, und ein drittes Mal, wie bei dem antithetischen Generationswechsel der Angiospermen, sowie mancher Braunalgen und Florideen bei der Sporenbildung erfolgt. Es ist doch eine Verkennung des Begriffes



Figur 13.

Dictyota dichotoma. Querschnitte, 1 Sporophyt mit Tetrasporangien, 2 weiblicher Gametophyt mit Oogonien, 3 männlicher Gametophyt mit Antheridien, 4 Spermatozoid. Aus Oltmanns.

Generation, wenn eine sog. Generation als solche überhaupt keine Vermehrung zeigt. Dazu führt aber die in Frage stehende Auffassung der Botaniker, die ohne weiteres den Gametophyten mit haploid, den Sporophyten mit diploid identifiziert, wenn man sie auf die Tiere (Metazoen wie Protozoen) und viele Algen anwendet. Bei fast allen Protozoen, und das gleiche gilt auch für die Diatomeen und für Fucaceen, bestünde der Gamont (Gametophyt) nur aus der Gamete, die als solche sich nicht fortpflanzt, sondern copuliert. Alle fortpflanzungsfähigen Generationen zusammen aber würden den Sporonten (Sporophyten) ausmachen. Und umgekehrt ist bei den conjugaten

Algen der letztere auf eine Zelle beschränkt. Wenn man in dieser Weise den Generationswechsel faßt, dann muß jeder Organismus mit Befruchtung einen solchen besitzen; denn zu einer Befruchtung gehört stets auch eine Reduktion. Wie will man aber dann diesen Generationswechsel anwenden, auf ein Flagellat mit extremer Autogamie, das doch auch einen Wechsel von diploiden und haploiden Kernen aufweist. Hier hat die gleiche Zelle erst einen diploiden, dann zwei diploide, dann acht (resp. sechs) haploide Kerne, hierauf nach Resorption der Reduktionskerne zwei haploide und schließlich, wie am Anfang, einen einzigen diploiden Kern (Fig. 13). Das zeigt wohl deutlich, daß Fortpflanzung, Generationswechsel sowie Befruchtung und mit ihr die Reduktion ganz getrennte Vorgänge sind.

Andererseits unterliegt es für mich auch keinem Zweifel, daß eben die Geschlechtsgeneration von *Fucus* der Geschlechtsgeneration von *Dictyota* homolog ist, genau wie die Geschlechtsgeneration der Coccidien der der Geograrinen entspricht. Gerade die Cutlerien — und dasselbe gilt auch für die Florideen —, zeigen aber in ihrer Entwicklungsgeschichte noch andere Möglichkeiten, aus denen der neueren Fassung des antithetischen Generationswechsels erhebliche Schwierigkeiten erwachsen. Denn wie die Beobachtungen in der freien Natur, sowie die Zuchtversuche von KUCKUCK, CHURCH und SAUVAGEAU zeigen, ist der Generationswechsel der Cutlerien kein obligatorischer, sondern wie bei Grünalgen und manchen Forniniferen, ein fakultativer. Aus *Aglaozonia*-Sporen können nämlich nicht nur geschlechtliche *Cutleria*-Pflanzen entstehen, sondern auch wiederum ungeschlechtliche *Aglaozonia*-Formen, und ebenso umgekehrt aus den Gametophyten die eine wie die andere Form. Um diese Schwierigkeiten zu beseitigen, und mit der Chromosomentheorie in Übereinstimmung zu bringen, macht BONNET die Hypothese, daß im letzteren Falle haploide Parthenogenese, im ersteren diploide Apogamie vorliege, wozu aber bisher keinerlei Beweise vorliegen. Theoretisch ist es jedenfalls genau so gut möglich, daß aus einer haploiden Spore eine ungeschlechtliche *Aglaozonia*-Form (Sporophyt) entstehe, und umgekehrt aus der einer diploiden Zygote wieder eine *Cutleria*. Und ich möchte nur daran erinnern, daß ja auch bei Metazoen aus haploiden Eiern ein normales Geschlechtstier (also im Sinne von CHAMBERLAIN ein Sporont) entstehen kann, wie die männliche Biene oder der experimentell parthenogenetische Seeigel. Auch bei der *Amöba diploidea* war es ERDMANN gelungen, haploide agame Generationen zu erhalten, während sonst nur diploide Individuen vorkommen.

Genau dieselben Schwierigkeiten findet die herrschende Theorie der Botaniker, ja auch bei den Moosen und Farnen selbst durch die Fälle von diploider Apogamie, bei denen auch der Gametophyt zwei X-Chromosomen besitzt, sowie die von haploider Parthenogenese, bei denen auch der Sporophyt nur die einfache (X) Chromosomen-garnitur aufweist, Verhältnisse, die auch FARMER und DIGBY sowie GÖBEL veranlaßt haben, sich gegen den Zusammenhang von Generationswechsel und Chromosomen auszusprechen.

Wenn wir nun das gesamte Tatsachenmaterial an Beobachtungen und Experimenten über den Generationswechsel und die Reduktion bei Protozoen wie Tallophyten überblicken, dann kommen wir zu dem Schluß, daß der Generationswechsel ursprünglich fakultativ und labil, in weitestem Maße von Außenbedingungen abhängig ist, daß er aber, wenn ich mich einmal der Kürze halber dieser Ausdrucksweise bedienen darf, in extremer Anpassung an besondere Lebensbedingungen genotypisch festgelegt werden und mit anderen Erscheinungen morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Art sich fest korrelativ verbinden kann. So kann dann ein halb obligatorischer Generationswechsel wie der bei Foraminiferen und Cutlerien, und schließlich ein ganz obligatorischer, wie der der Gregarinen, Dictyoten usw. zustande kommen. Zu den korrelativen Verknüpfungen eines obligatorischen Generationswechsels kann auch sein Zusammenhang mit dem Reduktionsvorgang gehören. Unberührt bleibt der Generationswechsel von der Reduktion, wenn sie ganz am Anfang in der Zygote oder ganz am Ende bei der Gametenteilung statthat. Die Reduktionsvorgänge scheinen an der Stelle, an der sie einmal zur Ausbildung gelangt sind, mit großer Zähigkeit festgehalten zu werden, sehr wenig mutabel zu sein. So finden wir sie bei allen Tieren, mit Ausnahme der Infusorien, ferner bei den Diatomeen und Fucaceen, vielleicht auch bei einem Teil der Grünalgen an die letzten Gametenteilungen gebunden, bei den conjugaten Algen und ev. einem Teil der Grünalgen in der Zygote, und bei einem Teil der Braunalgen und Rotalgen sowie höheren Pflanzen bei der Sporenbildung. Bei niederen Braunalgen, den Ectocarpen Cutlerien, ist auch hier der Generationswechsel fakultativ und es wäre cytologisch von hohem Interesse zu untersuchen, ob nicht auch der Ort der Reduktion verschiebbar ist. Die Möglichkeit scheint mir, trotz der Zähigkeit, mit der der Ort innegehalten wird, wohl vorhanden. Die oben erwähnten Befunde von Aposporie (FARMER und DIGBY) an Farnen sowie Befunde bei Infusorien und Diatomeen scheinen mir auf diese Möglichkeit hinzuweisen. Bei den typischen Infusorien

ist im Gegensatz zu allen übrigen Protozoen und Metazoen die Reduktion um einen Teilungsschritt nach vorn verschoben; denn die haploiden Gametenkerne teilen sich bekanntlich noch ein drittes Mal in Wanderkern und stationären Kern. Bei *Opalina* ist nun nach den Untersuchungen von METCALF die Reduktion etwa 5 bis 6 Teilungen noch weiter nach vorn verschoben. Es ist das der einzige tierische Organismus, abgesehen von haploiden parthenogenetischen Tieren, bei dem mehrere haploide Zellgenerationen sich finden. Bei den typischen Diatomeen vollziehen sich, wie bei Tieren die Reduktionsteilungen bei der Copulation, einer Hologamie (eine echte Zahlenreduktion, wie KARSTEN neuerdings festgestellt hat), während bei den Planktondiatomeen, spez. bei *Corethron valdiviae* die Angaben von KARSTEN dafür sprechen, daß bei der Keimung der Zygote die Reduktion stattfindet, also wie bei Conjugaten. Sollte sich letztere Ansicht weiterhin bestätigen, dann hätten wir die auffallende, aber in unserem Sinne durchaus verständliche Tatsache, daß in derselben so einheitlichen Organismengruppe ein Teil der Arten diploide, ein anderer haploide Individuen besitzt, also eine Verschiebung der Reduktionsteilung stattgefunden hat.

Zusammenfassend können wir unsere Ergebnisse kurz folgendermaßen formulieren:

Durch eine erste korrelative Verknüpfung von Fortpflanzung und Befruchtung entsteht die geschlechtliche Fortpflanzung und somit die Möglichkeit eines primären Generationswechsels, der zunächst homolog und fakultativ ist (**fakultativ-homologer Generationswechsel**). Durch eine zweifache korrelative Verknüpfung durch Festlegung einer oder mehrerer besonderer agamen Generationen neben der geschlechtlichen Fortpflanzung entsteht der **obligatorische, homologe Generationswechsel** und durch eine dreifache korrelative Verknüpfung von Reduktion mit einer besonderen ungeschlechtlichen, festgelegten Generation entsteht der **obligatorisch anlithetische Generationswechsel**.

Damit bin ich mit meinen Ausführungen zu Ende. Ich hatte zwar anfangs die Absicht, zugleich das Befruchtungsproblem eingehend zu erörtern; doch dazu wäre noch ein weiterer Vortrag nötig. Zudem erscheint es zweckmäßiger, eine Erörterung der Befruchtung und Sexualitätsfrage für eine spätere Zeit zu verschieben, da hier vieles im Fluß ist und neue Experimente unter andern Gesichtspunkten notwendig erscheinen. Aus den heute

mitgeteilten Versuchen von KLEBS, KUCKUCK und andern an Algen, PEEBLES und mir an Phytoflagellaten, WOODROFF an Infusorien und ERDMANN an Amöben ergab sich schon meiner Überzeugung nach die Unhaltbarkeit der Verjüngungs- und Regulationshypothesen der Befruchtung. Daß die WEISMANN'sche Amphimixis, deren Rolle für die Vererbung und Artbildung (Neukombination) auch für Protozoen experimentell erwiesen scheint, nicht die Bedeutung der Befruchtung erschöpfen kann, zeigt das so häufige Vorkommen von autogamer Befruchtung bei Protisten; die Amphimixis ist ja auch nur die Folge der Befruchtung und vermag über die Ursachen, wie WEISMANN selbst stets betont hat, nichts auszusagen. Diese Ursachen aufzudecken, neue Wege zu ihrer experimentellen Erforschung einzuschlagen, muß die Aufgabe der nächsten Jahre sein und wenn auch meine heutigen Ausführungen über den Generationswechsel der Protisten nur der begrifflichen Erfassung der tatsächlichen Erscheinungen von Fortpflanzung und Befruchtung galten, so werden Sie doch wohl den Eindruck gewonnen haben, daß die dargelegten Gesichtspunkte auch manche Anhaltspunkte zu solchen Experimenten bieten.

Literatur.

- ALLEN, CH. E. (1905), Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 23.
- BERTHOLD, G. (1881), Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel, p. 401—413.
- BLAKESLEE (1904), Sexualreproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Vol. 40.
- (1906), Zygospores-germinations in the Mucorineae. Annal. Mycol.
- BONNET (1912), Progressus Rei botanicae.
- BOWER, F. O. (1889/1891), On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Ann. of Bot. 4. p. 347—370.
- (1908), The origin of a Land Flora: a theory based upon the facts of Alternation. London, 717 p.
- BÜTSCHLI, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. In: Abb. der Senckenberg. Naturf. Gesellschaft. Vol. 10.
- (1882), Gedanken über Leben und Tod. In: Zool. Anz. Vol. 5.
- (1887—1889), Protozoa. III. Ciliata. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
- CALKINS and CHULL (1908), The Conjugation of Paramecium aurelia. Arch. Protistk. Bd. 10.
- CHAMBERLAIN, C. J. (1905), I. Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Bot. Gazette, 39, p. 137—144.
- (1905), II. Alternation of generations in animals. Science, 22, p. 208—211.
- CHURCH, A. H. (1898), The polymorphy of Cutleria multifida. Grev. Ann. of Bot., 12, p. 75—109.

- DANGEARD (1898), Mémoire sur les Chlamydomonadinées. Le Botaniste, Bd. 6.
- DOFLEIN, F. (1911), Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena. 3. Aufl.
- ENRIQUES, P. (1907), La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. In: Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
- , Conjugation und Geschlechtsdifferenzierung bei Infusorien. II. Ibid. Bd. 12.
- ERDMANN, RH. (1910), Depression und fakultative Apogamie bei *Amoeba diploidea*. Festschrift z. 60. Geburtstage R. HERTWIG's. Bd. 1.
- (1913), Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei *Amoeba diploidea*. In: Arch. Protistenk. Bd. 29.
- FARMER, S. B. and DIGBY, L. (1907), Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. Bot. Bd. 21.
- HÄCKER, V. (1907), Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 17. Jahresvers. 1907.
- (1912), Zeugungslehre. In: Handbuch der Morphologie. 2. Bd. Jena.
- HARTMANN, M. (1904), Die Fortpflanzungsweisen der Org. etc. Zugleich vorläuf. Mitt. über Dicyemiden, in: Biol. Centralbl. 1904.
- (1909), Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena. 72 pp.
- HARTMANN und HAMMER (1909), Untersuchungen über die Fortpflanzung der Radiolarien. Sitz. Ges. Naturf. Freunde Berlin.
- HARTMANN, M. und NÄGLER, K. (1908), Copulation bei *Amoeba diploidea* mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1908.
- HERTWIG, R. (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichhorni*. Abh. bayr. Ak. Wiss. München. Bd. 19.
- (1899), Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 1899, Heft 2.
- HOFMEISTER, W. (1851), Vergleichende Untersuchungen über die Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und die Samenbildung der Coniferen. Leipzig. 187 pp.
- HOYT, W. (1910), Alternation of generations and sexuality in *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette, 50, p. 55—57.
- JAHN, E. (1911), Myxomycetenstudien. 8. Sexualakt. Ber. D. Bot. Ges. Vol. 29, p. 231.
- JOLLOS, V. (1909), Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata*. Arch. Protistenk., Bd. 15.
- KARSTEN, G. (1904), Die sog. „Mikrosporen“ der Plankton-Diatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. Ber. d. D. Bot. Ges., 22, p. 544—554.
- (1908), Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis*. Flora, 99, p. 1—11.
- (1912), Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. Zeitschr. f. Bot. 4, p. 417—425.
- KLEBAHN, H. (1888), Studien über Zygoten. I. Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. wiss. Bot., 22, p. 415.
- KLEBS, G. (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 543 pp.
- (1899), Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Centralbl., 19, p. 209—226.

- KUCKUCK, P. (1900), II. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 9. Über den Generationswechsel von *Cutleria multifida* (Engl. Bot.) Grev. Wissensch. Meeresunters., Abt. Helgoland, Neue Folge III, p. 13—19.
- KURSSANOW, L. (1911), Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, II, 4, p. 65—84.
- LÜHE, M. (1902), Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. In: Schrift. physik. ökon. Gesellsch. Königsberg. Vol. 43.
- LOTSY, Z. P. (1905), Die X-Generation und die 2X-Generation. Biol. Centralbl. Bd. 25.
- (1907), Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Algen und Pilze. Jena 1907.
- METCALF (1909), *Opalina*. Arch. Protistk. Bd. 13, S. 195—357.
- MULSOW, K. (1911), Über Fortpflanzungserscheinungen bei *Monocystis rostrata* n. sp. Arch. Protistk. Bd. 22, p. 20.
- OLTMANS, F. (1904), Morphologie und Biologie der Algen. 1. Bd. Spezieller Teil. Jena 1904.
- (1905), Dasselbe. 2. Bd. Allgemeiner Teil. Jena 1905.
- (1912), Algen, in Handwörterbuch der Naturwiss. Bd. 1.
- PEEBLES, FL. (1909), The life-history of *Sphaerella lacustris* (*Haematococcus pluvialis*) with especial reference to the nature and behavior of the zoospores. Centralbl. für Bakteriologie, Abt. II, 24, p. 511—521.
- PRANDL, H. (1906), Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. Protistk. Bd. 6.
- PRINGSHEIM, N. (1860), Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes. Mon. Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin.
- (1869), Über die Paarung von Schwärmsporen. Ges. Abhandl. I. (1895).
- (1878), Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thalloyphyten. Jahrb. wissent. Bot. 11, p. 1—46.
- REICH, F. (1913), Das Kaninchencoccid *Eimeria stiedae*. In: Arch. f. Protistk. Bd. 28.
- SAUVAGEAU, C. (1908), II. Sur la germination des zoospores de l'*Aglaozonia melanoidea*. Compt. Rend. Soc. Biol. 64, p. 697—698.
- (1908), III. Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adpersa*. Idem 64, p. 698—700.
- (1908), V. Nouvelles observations sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adpersa*. Idem 65, p. 165—167.
- SCHAUDINN, FR. (1900), Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 13.
- (1903), Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. In: Arb. Kais. Gesundheitsamt. Vol. 19.
- (1905), Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. In: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. 1905.
- SCHAUDINN und SIEDLECKI (1897), Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.
- STRASBURGER, E. (1894), Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. 14, p. 817—838 u. 849—866.
- TRÖNDLE, A. (1907), Über Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. Botan. Zeitung. Jahrg. 65, Abt. 1.

- TRÖNDLE, A. (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. 3, p. 593—619.
- WEISMANN, Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.
- WINKLER, HANS (1906), Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. jardin bot. Buitenzorg, 2. ser, T. 5.
- (1908), Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
- WILLIAMS, J. L. (1904), Studies in the Dictyotaceae. I. The Cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. Ann. of Bot. 18 p. 141—160.
- (1904), Idem II. The Cytology of the gametophyte generation. Ann. of Bot. 18, p. 183—204.
- WINTER, FR. (1907), Zur Kenntniss der Thalamophoren. Arch. Protistk. Bd. 10.
- WOODRUFF, L. L. (1911), Two thousand generation of Paramaecium. Arch. Protistk. Bd. 21.
- YAMANOUCHI, S. (1909), I. Mitosis in Fucus. Bot. Gazette 47, p. 173—197.
- (1912), The Life History of Cutleria. Bot. Gazette 54, p. 442.

Herr Dr. K. v. FRISCH (München):

Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren.

Sehr geehrte Versammlung! Ich möchte Ihnen einige Versuche zeigen, deren Richtigkeit bestritten worden ist. Gestatten Sie, daß ich Ihnen mit ein paar Worten auseinandersetze, worum es sich handelt.

v. HESS kam bei seinen vergleichenden Untersuchungen über den Lichtsinn der Tiere zu dem Resultat, daß die Säugetiere, Vögel, Reptilien und Amphibien einen Farbensinn besitzen, der dem unsrigen ähnlich ist, daß dagegen die Fische und die wirbellosen Tiere total farbenblind seien.

Den Ausgangspunkt für seine Untersuchungen bilden folgende Tatsachen: Der normale, farbentüchtige Mensch sieht ein lichtstarkes Spektrum als farbiges Band, das an verschiedenen Stellen verschieden hell erscheint; die hellste Stelle liegt im Gelb, von hier nimmt die Helligkeit nach dem langwelligen und nach dem kurzwelligen Ende des Spektrums kontinuierlich ab. Der total farbenblinde Mensch sieht ein Spektrum als farblos graues Band; auch ihm erscheint es an verschiedenen Stellen verschieden hell; die hellste Stelle liegt aber für ihn im Gelbgrün bis Grün, und ferner ist für ihn das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt. In beiden Fällen lassen sich die relativen Helligkeitswerte der verschiedenen Spektralbezirke messend bestimmen und man erhält so einerseits für das farbentüchtige Menschaugenauge, andererseits für das

total farbenblinde Menschaugenwerte, welche sich in charakteristischer Weise voneinander unterscheiden.

v. HESS suchte nun auch bei Tieren die relativen Helligkeitswerte der Spektralfarben zu bestimmen und fand, daß für alle untersuchten Fische und wirbellosen Tiere die Helligkeitsverteilung im Spektrum angenähert die gleiche ist wie für den total farbenblinden Menschen. Wenn er z. B. Jungfische, die positiv phototaktisch waren und in weißem Lichte stets die hellste Stelle des Aquariums aufsuchten, in ein Dunkelzimmer brachte und in ihrem Bassin ein Spektrum entwarf, sammelten sich sogleich weitaus die meisten Tiere im Gelbgrün und Grün, also an der Stelle des Spektrums, welche dem total farbenblinden Menschen am hellsten erscheint. Indem er ferner einen Teil des Aquariums mit einer bestimmten Spektralfarbe, den angrenzenden Teil mit weißem Lichte beleuchtete und die Intensität des weißen Lichtes so lange variierte, bis es den Fischen mit dem Spektrallichte gleich hell erschien (bis sie sich zwischen beiden Lichtern gleichmäßig verteilten), konnte er den relativen Helligkeitswert von jedem Spektralbezirke für die Fischchen bestimmen. Durch diese und ähnliche Methoden stellte v. HESS für Fische, ferner für Bienen, Käfer, Raupen, Cephalopoden und viele andere wirbellosen Tiere die Helligkeitsverteilung im Spektrum fest und fand überall eine weitgehende Übereinstimmung mit den für den total farbenblinden Menschen charakteristischen Helligkeitswerten.

v. HESS zog aus diesen Befunden den Schluß, daß die Fische und die wirbellosen Tiere total farbenblind seien. Mir schien dieser Schluß nicht zwingend. Denn wir wissen zwar, daß beim Menschen eine gewisse Verteilung der relativen Helligkeitswerte im Spektrum stets mit totaler Farbenblindheit einhergeht. Daß dies aber bei Tieren allgemein so sein müsse, daß nicht bei Tieren ein Vorhandensein von Farbensinn mit einer Helligkeitsverteilung im Spektrum, wie wir sie vom total farbenblinden Menschaugen kennen, zusammentreffen könne, dafür ist v. HESS den Beweis bis heute schuldig geblieben.

Ich suchte nun auf andere Weise über das Vorhandensein von Farbensinn bei Fischen und wirbellosen Tieren Aufschluß zu erhalten und kam an Bienen (4, 5) und Fischen (1, 2, 3) bald zu Resultaten, welche sich mit der Auffassung, diese Tiere seien total farbenblind, nicht vereinigen ließen. v. HESS hat meine Versuche nachgeprüft und erklärt, sie seien „sämtlich unrichtig“ (8, p. 439; 9, p. 105). Und dies ist der Grund, warum ich sie Ihnen zeigen möchte.

Ich muß mich hierbei naturgemäß auf solche Versuche beschränken, die ich Ihnen vorführen kann, ohne Ihre Zeit zu sehr in Anspruch zu nehmen; und ferner will ich mich bei dieser Demonstration auf die Hauptfrage beschränken, ob den Fischen und Bienen ein Farbensinn zukommt oder nicht; auf die Beschaffenheit ihres Farbensinnes und auf manche andere Fragen, die hiermit innig zusammenhängen, möchte ich hier nicht eingehen.

Es wurden nun folgende Versuche besprochen und hernach demonstriert:

I. Versuche an Fischen (Ellritzen und Stichlinge).

1. Nach v. HESS ist ein farbiges Papier für die Fische identisch mit einem grauen Papier, das für den total farbenblinden Menschen den gleichen Helligkeitswert besitzt. Hält man ein graues Papier, auf dem ein Fleckchen von farbigem Papier aufgeklebt ist, von außen an die Wand eines Fischbehälters, so schwimmen die hungrigen Fische nach seinen Angaben nur dann auf die Attrappe los, wenn diese sich in ihrem farblosen Helligkeitswerte wesentlich vom Grunde unterscheidet; „dagegen ließen sie dieselbe unbeachtet, wenn sie angenähert gleichen farblosen Helligkeitswert wie der Grund hatte, also dem unter entsprechenden Bedingungen sehenden total farbenblinden Mensचनाuge ähnlich oder gleich mit dem Grunde erschien und daher für ein solches kaum oder gar nicht sichtbar war“ (6, p. 434).

Demgegenüber hatte ich gefunden, daß Fische, welche durch mehrtägige Fütterung mit gelb gefärbtem Fleische auf gelbes Futter „dressiert“ sind, auf ein gelbes Papierfleckchen auch dann losschießen, wenn es auf einem grauen Grunde aufgeklebt ist, der für das total farbenblinde Mensचनाuge mit dem Gelb identisch ist (1, p. 221).

v. HESS bemerkt hierzu, nachdem er die Versuche nachgeprüft hat, daß „auch die Ergebnisse der Attrappenversuche v. FRISCH'S sämtlich unrichtig sind“ (8, p. 418).

Ich hatte nun für die Demonstration ein gelbes Fleckchen auf ein Grau von gleichem farblosen Helligkeitswert aufgeklebt. Das Gelb und das Grau waren nach der Zusammenstellung von farbigen und farblosen Papieren ausgewählt, welche HERING von einem total farbenblinden Menschen hatte machen lassen und welche neben jedem farbigen Papier das graue Papier enthält, das dem total Farbenblinden mit dem farbigen Papier gleich erschien. Diese Zusammenstellung lag bei den Demonstrationen zum Vergleiche auf. Um dem Einwande vorzubeugen, die Fische könnten das farbige Fleckchen, unabhängig von seiner Helligkeit, an seinem (für uns

kaum wahrnehmbaren) Randschatten erkennen, hatte ich neben dem farbigen ein graues Fleckchen von der Helligkeit des Grundes aufgeklebt. Ich zeigte, daß die gelb-dressierten Fische auf das gelbe Fleckchen, und nur auf dieses, losschwammen, wenn die Schablone von außen an die Aquariumswand gehalten wurde¹⁾.

2. Auf einem grauen Grunde von mittlerer Helligkeit wurden zwei blaue, zwei gelbe und zwei graue Papierfleckchen, alle untereinander von gleicher Größe und Gestalt, in beliebiger Anordnung aufgeklebt. Das Blau, Gelb und Grau waren so gewählt, daß für das total farbenblinde Menschaugen alle drei Papiere angenähert den gleichen farblosen Helligkeitswert besaßen. Nach v. HESS hätten die gelb-dressierten Fische wahllos nach allen sechs Fleckchen schwimmen müssen. Es wurde gezeigt, daß sie nur nach den zwei gelben Fleckchen schwammen.

3. Auf grauem Grunde wurde ein blaues Fleckchen aufgeklebt, welches für das total farbenblinde Menschaugen angenähert den gleichen farblosen Helligkeitswert besitzt wie das bei den zwei ersten Versuchen benützte gelbe Fleckchen. Daneben wurde ein sehr hell gelbes Fleckchen aufgeklebt, welches mit dem blauen Fleckchen gleiche Größe und Gestalt hatte, dem total farbenblinden Menschaugen aber wesentlich heller erschien als das blaue Fleckchen und als das oben erwähnte gelbe Fleckchen. Wenn für die gelb-dressierten Fische der farblose Helligkeitswert bestimmend war, als sie in den oben erwähnten Versuchen auf das gelbe Fleckchen losschwammen, so mußten sie jetzt auf das blaue Fleckchen losschwimmen, welches angenähert den gleichen farblosen Helligkeitswert hatte wie jenes gelbe. Sie taten dies aber nicht, sondern schwammen nach dem für das total farbenblinde Auge wesentlich helleren Gelb.

4. Nach v. HESS schossen die eine Woche lang auf gelbes Futter dressierten Fische „wahllos auf die blauen, roten, grünen und die grauen Objekte ganz ebenso wie auf die gelben“ (8, p. 416). Ich hatte nun auf grauem Grunde ein rotes, ein gelbes, ein grünes, ein dunkelblaues, ein hellblaues und ein violette Fleckchen, alle untereinander von gleicher Größe und Gestalt, in beliebiger Anordnung aufgeklebt und zeigte, daß die gelb-dressierten Fische nur auf das gelbe und auf das rote²⁾, nicht aber auf die andersfarbigen Fleckchen losschossen.

¹⁾ Über die hierbei zu beachtenden Kautelen vgl. 3, p. 46.

²⁾ Über die Verwechslung von Rot und Gelb vgl. 3, p. 45 ff.

5. Die bisher geschilderten Versuche zeigen nur, daß die Angaben von v. Hess unzutreffend sind. Es wäre aber denkbar, daß die Fische dennoch total farbenblind sind, und daß nur die farblosen Helligkeitswerte der Farben für sie andere sind als für den total farbenblinden Menschen. Ich hatte mich daher früher (1, p. 220) einer Serie von grauen Papieren bedient, welche in zahlreichen Abstufungen von Weiß bis zu Schwarz führte, und hatte gezeigt, daß auf jeder Abstufung dieser Grauserie ein aufgeklebtes gelbes Fleckchen von den Fischen erkannt wird, daß es also in der ganzen Serie vom Schwarz bis zum Weiß kein Grau gibt, das für die Fische mit dem Gelb identisch wäre. Die Durchführung einer solchen Versuchsreihe erfordert eine beträchtliche Zeit. Ich änderte daher den Versuch zum Zwecke der Demonstration in folgender Weise ab: Aus einer Serie grauer Papiere, welche in 30 kontinuierlichen Abstufungen von Weiß bis zu Schwarz führte¹⁾, wurde je ein Fleckchen von ca. 3 mm Durchmesser ausgeschnitten. Die 30 grauen Fleckchen und ein gelbes von gleicher Größe und Gestalt wurden nun in beliebiger Anordnung und unter Wahrung eines gegenseitigen Abstandes von ca. 1½ cm auf einer grauen Fläche aufgeklebt. Erscheint den Fischen das Gelb nur als ein Grau von bestimmter Helligkeit, so ist zu erwarten, daß unter den 30 grauen Fleckchen mindestens eines ist, das sie von dem Gelb nicht unterscheiden können. Es wurde gezeigt, daß die Fische nur auf das gelbe Fleckchen losschwimmen.

6. An Fischen, welche durch mehrtägige Fütterung mit Fleisch, das durch Lithiumkarmin rot gefärbt war, an rotes Futter gewöhnt waren, wurde gezeigt, daß ein rotes Fleckchen, auf dunkelgrauem Grunde von gleichem farblosen Helligkeitswert aufgeklebt, mit Sicherheit erkannt wird.

7. Auf grauem Grunde wurde nebeneinander ein rotes und ein dunkelgraues Fleckchen aufgeklebt, beide von gleicher Größe und Gestalt und von angenähert gleichem farblosen Helligkeitswert. v. Hess sagt (6, p. 425): „Wird eine rote Attrappe neben einer dunkelgrauen von angenähert gleichem farblosen Helligkeitswerte auf dem gleichen hellgrauen Grunde sichtbar gemacht, so ist das Verhalten der Fische gegenüber der grauen kein anderes wie gegenüber der roten.“ Es wurde gezeigt, daß die rot-dressierten Fische nur auf das rote Fleckchen losschwimmen.

¹⁾ Die Grauserie lag bei der Demonstration auf.

8. Wie an den gelb-dressierten Fischen wurde auch an rot-dressierten gezeigt, daß sie grüne, blaue und violette Fleckchen neben roten und gelben unbeachtet lassen (vgl. oben Versuch 4).

9. Es wurde ferner auch an rot-dressierten Fischen gezeigt, daß sie ein rotes Fleckchen aus 30 grauen Fleckchen der verschiedensten Helligkeit mit Sicherheit herausfinden (vgl. oben Versuch 5).

II. Versuche an Bienen.

Zum Nachweis eines Farbensinnes bei Bienen hatte ich (4, 5) folgende Anordnung getroffen: Eine Serie von grauen Papieren, welche in kontinuierlichen Abstufungen von Weiß bis zu Schwarz führt, wird in beliebiger Reihenfolge auf eine Tischplatte aufgelegt und an einer beliebigen Stelle ein blaues Papier von gleicher Größe in die Grauserie eingefügt. Auf jedes Papier wird ein Uhrschildchen gesetzt, jedoch nur das Uhrschildchen auf dem blauen Papier mit Zuckerwasser gefüllt. Etwa alle 20 Minuten wird das von den Bienen geleerte Schildchen auf dem blauen Papier von neuem gefüllt und hierbei der Platz des blauen Papieres in der Grauserie jedesmal gewechselt, um eine Dressur auf einen bestimmten Ort zu vermeiden. Legt man nach 1—2 tägiger Dressur ein reines blaues Papier an eine beliebige, vom Ort der letzten Fütterung abweichende Stelle der Grauserie und setzt auf das blaue Papier ein leeres, reines Uhrschildchen, so umschwärmen die Bienen sofort das blaue Papier in auffallender Weise und lassen sich alsbald in Scharen darauf nieder. Sie unterscheiden es somit von allen Abstufungen der Grauserie, es besitzt für sie nicht nur Helligkeitswert, sondern auch Farbwert.

v. HESS hat gegen diesen Versuch eingewendet (9, p. 89, 90), die Bienen könnten das blaue Papier an einem (für uns nicht wahrnehmbaren) spezifischen Geruch erkannt und von den grauen Papieren unterschieden haben, obwohl ich bereits in meiner ersten Mitteilung (4) Tatsachen erwähnte, welche mit dieser Annahme nicht wohl vereinbar sind. Ich habe mit Rücksicht auf diesen Einwand die Versuche in der Weise wiederholt, daß ich über alle Papiere eine große Glasplatte deckte oder die farbigen und grauen Papiere in Glasröhrchen einschmolz. Wie zu erwarten war, fiel der Versuch unter diesen Umständen ebenso aus wie ohne Glas. v. HESS behauptet hingegen: „Es ließ sich zeigen, daß sowohl die älteren Angaben LUBBOCK's und FOREL's wie auch die neueren v. FRISCH's, nach welchen eine „Dressur“ der Bienen auf bestimmte

Farben möglich sein sollte, sämtlich unrichtig sind. Sobald man den Bienen verschiedene Farben unter sonst gleichen Bedingungen sichtbar macht, erweist es sich als völlig unmöglich, sie an bestimmte Farben zu gewöhnen und durch solche anzulocken“ (9, p. 105).

Ich begann nun zwei Tage vor der ersten Sitzung, am 31. Mai, im Garten des Freiburger zoologischen Institutes Bienen des dortigen Bienenstandes in der geschilderten Weise auf Blau zu dressieren. Am Vormittage des 2. Juni wurde der Versammlung folgender Versuch demonstriert: Vom Futtertische wurden die von den Bienen beschmutzten Papiere entfernt und eine reine, aus 15 Abstufungen ¹⁾ bestehende Grauserie aufgelegt, in welche an einer beliebigen, vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Stelle ein blaues Papier eingefügt wurde. Die ganzen Papiere wurden mit einer Glasplatte bedeckt und auf diese, über die Mitte jedes Papieres, je ein reines, leeres Uhrschildchen gesetzt. Es war sofort deutlich, wie die Bienen gegen das blaue Papier anfliegen. Nach kurzem Zögern ließen sie sich auf diesem (d. h. auf der entsprechenden Stelle der Glasplatte) nieder. Die nebenstehende Photographie, welche bereits im Sommer des vergangenen Jahres aufgenommen wurde, zeigt einen solchen Versuch.

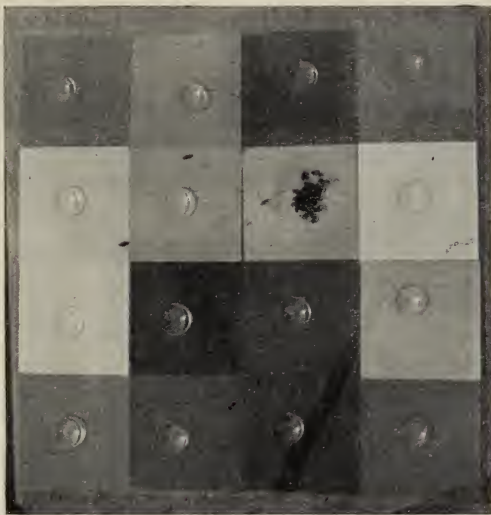
v. Hess erwähnt, daß schon eine oder zwei sitzende Bienen auf die neu anfliegenden Tiere eine gewisse Anziehungskraft ausüben und meint, es sei leicht möglich, daß die übergroße Mehrzahl meiner Bienen auf dem Dressurpapier „lediglich durch die Anwesenheit einer oder einiger weniger Bienen, die sich dort niedergelassen hatten, nicht aber durch die farbige Unterlage herbeigelockt wurde“ (9, p. 92). Mit Rücksicht hierauf verschob ich, sobald sich ein mächtiger Bienenknäuel über dem Dressurblau gebildet hatte, die Glasplatte samt den Bienen vorsichtig derart, daß der Bienenknäuel mitten auf ein graues Papier kam, das Blau dagegen gänzlich von Bienen entblößt war. Binnen $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Minute löste sich der Bienenknäuel vollständig auf und auf dem Blau war ein neuer entstanden.

Ich habe diesen Versuch am 2., 3. und 4. Juni mehr als ein dutzendmal vorgeführt; er ist — wie ich nach meinen früheren Erfahrungen erwarten konnte — niemals mißlungen.

¹⁾ Eine solche Abstufung ist für diesen Versuch genügend fein. Denn es gelingt nicht, die Bienen auf eine bestimmte Abstufung dieser Grauserie zu dressieren; man kann also nicht einwenden, daß sie infolge eines außerordentlich fein ausgeprägten Helligkeitssinnes die Dressurfarbe doch an ihrem farblosen Helligkeitswerte erkannt hätten.

Ich zeigte auch oftmals den folgenden Versuch: Legt man auf ein beliebiges graues Papier des Futtertisches nebeneinander das blaue und das entsprechende graue Originalpapier der Hering'schen Zusammenstellung (vgl. S. 52), also zwei Papiere, welche für einen total farbenblinden Menschen den gleichen farblosen Helligkeitswert besaßen, und deckt die Glasplatte darüber, so entsteht prompt auf dem Blau der Bienenknäuel, während das Grau unbeachtet bleibt. Verschiebt man nun die Glasplatte, so daß der Bienenknäuel auf das Grau kommt, so löst er sich auf und bildet sich von neuem auf dem Blau.

Es wurde bei Gelegenheit dieser Demonstrationen vielfach bemerkt, daß nach dem Entfernen des Futterschälchens die nach



Nahrung suchenden, blau-dressierten Bienen in auffallender Weise blaue Kleidungsstücke umschwärmten. Ähnliche Beobachtungen hatte ich während der beiden letzten Sommer oftmals gemacht. Nach v. HESS (9, p. 85 ff.) wäre wohl anzunehmen, daß die mit blauen Krawatten versehenen Zuschauer und die mit blauen Kleidern und Hutbändern versehenen Zuschauerinnen diese Kleidungsstücke mit Honig beschmutzt hatten.

Ich wurde mehrmals gefragt, wie bei einem so einfachen und so sicher gelingenden Experiment, wie dem oben geschilderten, das vollständige Mißlingen der v. HESS'schen Dressurversuche zu erklären sei. Der „eindringlichste“ von seinen Versuchen ist der folgende (9, p. 95 ff.): v. HESS hatte sich ein aus Pigmentpapieren

zusammengestelltes „Spektrum“ verschafft, das durch Aneinanderreihen von 185 verschiedenen farbigen Papierstreifen gebildet war. Das Ganze war unter einer Glasplatte eingerahmt. Er zog nun einen langen Honigstreifen entsprechend der Mitte der Farben über die Glasplatte und setzte diese Anordnung den durch 3 Tage auf Blau dressierten Bienen vor. Sie „flogen regellos bald zu dieser, bald zu jener Farbe des Spektrums“ und ließen sich überall am Honig nieder.

v. HESS hätte kein wirksameres Mittel anwenden können, um eine gleichmäßige Verteilung der dressierten Bienen über die ganze Länge des Spektrums zu erzielen, als den frei sichtbaren, duftenden Honigstreifen. Auch ich habe mich, schon vor seiner Publikation, davon überzeugt, daß der Versuch unter solchen Bedingungen mißlingt.

Auf andere Umstände, welche bei der v. HESS'schen Versuchsanordnung dem Gelingen der Versuche entgegenwirken mußten, komme ich in meiner ausführlichen Publikation zurück.

v. HESS wird sich nun mit den vorgeführten Versuchen in anderer Weise abfinden müssen als durch die Erklärung, sie seien „sämtlich unrichtig“.

Zitierte Literatur.

1. FRISCH, K. v., Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Vol. 32, 1912.
2. — Sind die Fische farbenblind? Ibidem. Vol. 33, 1912.
3. — Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische. Ibidem. Vol. 34, 1913.
4. — Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchn. medizin. Wochenschr. 1913.
5. — Zur Frage nach dem Farbensinn der Tiere. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Ärzte 1913.
6. HESS, C. v., Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Archiv f. d. ges. Physiologie. Vol. 142, 1911.
7. — Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen. Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. Vol. 31, 1912.
8. — Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Ibidem. Vol. 33, 1913.
9. — Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Ibidem. Vol. 34, 1913.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Erste Sitzung 5-58](#)