

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	221
Demonstration des Herrn Prof. Spemann: Präparate betr. Linsen- regeneration	235
Demonstration des Herrn Prof. Hartmann: Kernteilungszentren bei ver- schiedenen Protisten-Gruppen (nur Titel)	236
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

gewähren und in Unordnung geraten, wenn ein zweites und drittes mit eindringt, aber auch anders als diejenigen, bei denen normalerweise mehrere oder viele Spermatozoen eindringen und dann vorübergehend in den Dienst der Entwicklung gestellt werden.

Solche haploide Stücke furchen sich sehr häufig; mehrmals bei verhältnismäßigen wenigen Versuchen habe ich aus ihnen einen Embryo erhalten (Fig. 3).

Die Gunst des Objektes besteht nun einmal darin, daß es nicht sehr schwer hält, Tritonlarven, auch solche aus halben Eiern, aufzuziehen, daß daher Aussicht vorhanden ist, solche haploide Embryonen bis zu dem Alter zu bringen, wo sie geschlechtsreif werden sollten. Ferner hat man immer den diploiden Zwillingsembryo aus demselben Ei zum Vergleich daneben, könnte daher z. B. feststellen, wie sich beide bezüglich ihres Geschlechts verhalten. Endlich ist es möglich, die Ligatur zu lösen und die beiden Eihälften, die vielleicht schon verschiedenes Geschlecht besitzen, durch den Druck des Dotterhäutchens wieder zur Vereinigung zu bringen.

Um den hemmenden Einfluß des Eikerns auf die überzähligen Spermatozoen abzuschneiden, ist es nicht unbedingt nötig, ihn völlig zu entfernen; es genügt manchmal schon, das Ei stark einzuschnüren, um auch in der eikernlosen Hälfte wenigstens Versuche zur Entwicklung anzuregen. Dann ist also offenbar die Plasmabrücke zwischen den beiden Eihälften zu dünn, um den hemmenden Einfluß genügend schnell oder in genügender Stärke durchzulassen. Eine Verwechslung dieser Entwicklung unter der Wirkung überzähliger Spermatozoen mit jener anfangs geschilderten, durch einen Furchungskern angeregten, ist aber bei sorgfältiger Verfolgung der äußerlich sichtbaren Vorgänge nicht möglich.

Vierte Sitzung.

Mittwoch, den 3. Juni, 3—5 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Herr Prof. REIBISCH (Kiel):

Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee.

Die Kenntniss der Fauna unserer deutschen Meere setzt, wie das ja für die meisten Meeresfaunen gilt, mit der systematischen Erforschung der Tiere eines schmalen Küstengürtels ein. Hieran schließen sich später zahlreiche anatomische Arbeiten über einzelne Arten und ganze Tiergruppen, während mit der Vertiefung der

biologischen Denkweise Bau und Entwicklung der Meeresbewohner in Zusammenhang mit den spezifischen Bedingungen ihres Wohnortes gebracht wurden. Formen, die nicht in flachem Wasser, d. h. in Landnähe, lebten, kamen nur zufällig zur Beobachtung; in erster Linie wurden solche durch die Fischer geliefert, die durch ihr Gewerbe immer weiter auf die hohe See vordrangen. Eine planmäßige Durchforschung der freien Nordsee, also etwa des Gebietes, das jenseits der 40-m-Linie liegt, hat erst im Jahre 1872 mit der Pommerania-Expedition der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere begonnen. Auf dieser wurden mit verschiedenerlei Geräten Fänge in dem Gebiete zwischen der deutschen, norwegischen und schottischen Küste gemacht, die schon ein reichhaltiges Material zutage brachten, das zum Teil von den benachbarten Küsten nicht bekannt war. Mit der Gründung der Biologischen Anstalt auf Helgoland war dann die Gelegenheit geschaffen, zunächst den südöstlichen Teil der Nordsee gründlich kennen zu lernen. Drei im Jahre 1890 noch vor Eröffnung der Anstalt auf Fischdampfern unternommene Fahrten lieferten den ersten Grundstock für die nun folgenden faunistischen Arbeiten.

Durch den Zusammenschluß der Uferstaaten von Nord- und Ostsee zu dem „Conseil permanent international pour l'exploration de la mer“ im Jahre 1902, dem neuerdings auch die Vereinigten Staaten beigetreten sind, ist nun die Gelegenheit zur Erforschung der Bodenfauna der nordeuropäischen Meere bedeutend erweitert worden, für das auf Deutschland entfallende Untersuchungsgebiet besonders noch durch Einstellung des für wissenschaftliche Fischereiu-ntersuchungen gebauten Reichs-Forschungsdampfers „Poseidon“. Das deutsche Arbeitsprogramm ist den folgenden Instituten zur Ausführung überwiesen: 1. Dem zu diesem Zweck gegründeten und der Kommission für die wissenschaftliche Untersuchung der deutschen Meere angegliederten Laboratorium für internationale Meeresforschung in Kiel, mit einer biologischen und einer hydrographischen Abteilung; 2. der Biologischen Anstalt auf Helgoland; 3. dem Deutschen Seefischerei-Verein in Berlin.

Wenn entsprechend der Veranlassung zum Zusammentritt der nordischen Staaten in dem Programm von Kristiania die Untersuchungen über die Lebensverhältnisse der wichtigeren Nutzfische den Vordergrund einnehmen, denen eingehende hydrographische und planktologische Forschungen zur Seite stehen, so sind doch Untersuchungen über Bodenorganismen ebenfalls als wichtig einbezogen, und speziell auf den deutschen Fahrten sind sie, wo die Erreichung

des Hauptzweckes nicht direkt dadurch gefährdet wurde, immer durchgeführt worden.

Schon die „Beifänge“ der großen Fischnetze geben reiche Ausbeute: aber aus der freien Nordsee handelte es sich jetzt auch um die Gewinnung von Material, das im Boden selbst lebt und meist nicht von den groben Maschen der Schleppnetze festgehalten wird. Hierzu wird eine Dreikant-Dredge benutzt, deren Maschennetz aber nur zum Schutz des inneren Leinwandsackes dient. Mit diesem Netz wird fast reines Bodenmaterial heraufgebracht, das erst an Bord ausgesiebt wird. Die so gewonnenen Organismen zusammen mit denen der Beifänge haben das Material geliefert, auf Grund dessen von deutscher Seite bereits eine ganze Anzahl Arbeiten erschienen sind, die unsere Kenntnis der Bodenbesiedelung der freien Nordsee und der Ostsee recht wesentlich vertieft haben. Ebenso kommen auch die hydrographischen Arbeiten über diese und die benachbarten Meeresabschnitte, die eine Zeitlang von allen beteiligten Staaten regelmäßig viermal im Jahre ausgeführt wurden, einer wissenschaftlichen Durchdringung des Besiedelungsproblems zugute.

Trotz der geringen Tiefen der Nordsee — abgesehen von der Norwegischen Rinne wird die 200-m-Linie erst nördlich von den Shetland-Inseln erreicht — ist der Unterschied zwischen der Küstenfauna und der Bodenfauna der landfernen Fläche sehr groß. Zunächst ist hierbei die Tatsache von Bedeutung, daß nur ganz wenige felsige Küstenstrecken, denen noch die nächste Umgebung von Helgoland angehört, mit Pflanzen bewachsen sind. Reine Pflanzenfresser sind deshalb auf diese beschränkt und auch hier meist schon von Tiefen von 6—8 m unter Niedrigwasser an nicht mehr anzutreffen.

Für die Zuwanderung von Formen aus dem Atlantischen Ozean ist von Bedeutung, daß der Boden der Nordsee allmählich von Süden nach Norden hin abfällt. Der Zugang durch den Kanal ist, abgesehen von isolierten Mulden, weniger als 40 m tief. Auch zwischen den Orkney- und Shetland-Inseln beträgt die Tiefe noch weniger als 100 m, und erst nordwestlich von den Shetlands fällt der Meeresboden ziemlich steil zunächst bis unter 1000 m ab, um dann im Norden und Südwesten wieder mehr allmählich in die ozeanischen Tiefen von 2000 m überzugehen.

Bei der Frage nach der Herkunft der Bodenfauna der Nordsee muß man zwischen Formen mit pelagischen Larven und solchen, deren Entwicklung am Boden verläuft, unterscheiden.

Die Verbreitung der pelagischen Larven geht wohl in der Mehrzahl der Fälle durch Oberflächenströme vor sich, denn die Larven halten sich zumeist in den planktonreichen höheren Schichten auf. Da nun in die Nordsee sowohl durch den Kanal wie im Norden atlantisches Wasser von 35‰ Salzgehalt an der Oberfläche einströmt, so können an beiden Stellen solche Jugendstadien atlantischer Bodenformen eindringen. Die Dauer der pelagischen Lebensweise ist sehr verschieden, meist beträgt sie nur einige Wochen. Eine Anpassung der Larven an stärkere Temperaturänderungen erscheint in diesem Falle nicht erforderlich, wohl aber spielen die Temperaturverhältnisse der Gebiete, an denen die Larven zum Bodenleben übergehen, eine wichtige Rolle für die weitere Existenzmöglichkeit. Die jährliche Temperaturschwankung am Boden beträgt nun im Südosten der Nordsee ungefähr bis zu einer Linie Humbermündung-Skagen zum mindesten 9° C, und die gleiche Schwankung findet sich noch zwischen Dover und Calais. Im ganz flachen Küstengebiete oberhalb 20 m steigt sie bis zu 14 und 15° C. Am westlichen Eingang zum Kanal beträgt die Schwankung dagegen nur 3°. Im nördlichen Einströmungsgebiet sind die Temperaturverhältnisse südlich und östlich von den Shetlands nicht gleich. Unterhalb des Strömungsabschnittes, der zwischen Orkneys und Shetlands durchtritt, schwankt die Bodentemperatur noch bei mehr als 100 m Tiefe zwischen 2° und 4° C, nördlich und auf der freien Platte östlich der Shetlands erreicht diese Schwankung stellenweise noch bei weniger als 100 m Tiefe nicht ganz 1°. Ausgesprochen stenotherme Bodentiere können sich also im Norden ansiedeln; die Existenzbedingungen sind für sie um so günstiger, je ferner ihr Aufenthaltsort der schottischen Küste liegt und je mehr er sich der norwegischen Küste nähert. Dringen die pelagischen Larven dagegen durch den Kanal ein, so finden nur die Individuen, die noch am westlichen Eingang des Kanals zum Bodenleben übergegangen sind, entsprechende thermische Verhältnisse vor, um sich völlig entwickeln und fortpflanzen zu können. Die bis in die südliche Nordsee gelangten Tiere gehen dagegen, wenn sie vielleicht auch zunächst eine passende Bodentemperatur vorfinden, an der starken Temperaturänderung, der sie spätestens nach $\frac{3}{4}$ jährigem Aufenthalt ausgesetzt sind, zugrunde. Aus der Hauptrichtung des Oberflächenstromes im Kanal ist dann noch weiter zu schließen, daß die Besiedelung des Kanals durch solche stenotherme Formen mit pelagischen Larven immer wieder neu durch Larven erfolgt, die aus dem Atlantischen Ozean eingedrungen sind, während die Larven, die von

Eltertieren des Kanals stammen, nach Osten in die südliche Nordsee geführt werden, wo sie sich nicht dauernd halten können.

Für eurytherme Bodenformen mit planktonischen Larven aus dem atlantischen Küstengebiet ergeben sich ohne weiteres die entgegengesetzten Möglichkeiten für die Ansiedelung in der Nordsee. Die durch den Kanal eingedrungenen Larven finden beim Übergang zum Bodenleben in der südlichen Nordsee günstige Bedingungen zur vollen Entwicklung vor. Die Weiterverbreitung von hier aus erfolgt dann durch Strömungen, die an der friesischen und an der englischen Küste entlangziehen. Für derartige Einwanderer vom Norden her sind die Temperaturverhältnisse für dauernden Aufenthalt um so günstiger, je näher ihr Besiedelungsort der schottischen Küste liegt.

Bei Tieren, deren Lebenszyklus am Boden abläuft, liegen die Verhältnisse etwas anders. Die Schnelligkeit ihrer Verbreitung hängt zum großen Teil von ihrer Beweglichkeit ab. Durch aktive Fortbewegung dehnen sie das Wohngebiet der Art allmählich so weit aus, als die Bedingungen ihre Existenz ermöglichen. Die Herbivoren unter ihnen müssen sich in der Nordsee in einem ganz schmalen Küstenstreifen halten, und ihrer Ausbreitung wird ein Ziel gesetzt, wenn die Kontinuität des Pflanzenbewuchses auf größere Strecken unterbrochen ist. Allerdings tritt hier häufiger eine passive Verbreitung durch losgerissene treibende Pflanzenstücke, vor allem durch Seegras und Tange, helfend ein. Die Möglichkeit für das Eindringen reiner Bodenformen vom atlantischen Ozean in die Nordsee hängt ebenfalls von der Anpassungsfähigkeit der Art vor allem an die Temperaturschwankungen ab. Ausgesprochen stenotherme Formen können daher nur vom Norden her eindringen, während die Eurythermen durch den Kanal oder vom Norden her an der schottischen Küste zuwandern. Da die Erwachsenen, besonders die der leichter beweglichen Bodenformen, vielfach eine weitere Anpassungsfähigkeit an Abweichungen der Existenzbedingungen besitzen als die Jungen, so finden sich diese gelegentlich in Gebieten, in denen die Jungen sich nicht entwickeln können. Bei Formen mit schwimmenden Larven ist, wie eben erwähnt, bei entsprechender Stromrichtung das Umgekehrte der Fall.

An der norwegischen Küste sind durch die Norwegische Rinne mit Tiefen zwischen 350 und 800 m die Bedingungen für die Zuwanderung etwas modifiziert. In bezug auf die Existenzmöglichkeit von stenothermen Tieren schließt sich die Norwegische Rinne direkt an das etwas flachere Plateau der nördlichen Nordsee an; sie bietet

aber dadurch, daß sie eine direkte Tiefenverbindung zwischen Nordsee und Nordmeer darstellt, günstige Verhältnisse für das Vordringen von arktischen Formen in die Nordsee und das Kattegat.

Die Verbreitung der Bodenfauna in der Nordsee zeigt nun deutlich, daß sie den jetzt herrschenden hydrographischen Verhältnissen in den Zuwanderungsgebieten entspricht. Die Bodenfauna des südöstlichen Küstengebietes der Nordsee einschließlich Helgolands stimmt in weitem Umfang mit der der englischen Ostküste überein. Viele Formen finden sich auch kontinuierlich von hier bis zur nordschottischen Küste und den Orkneys, andere zeigen dagegen in ihrem Vorkommen an der südschottischen Küste eine Lücke. Diese sind also an zwei verschiedenen Stellen in die Nordsee eingedrungen. Ihre Wohngebiete in der Nordsee sind aber nicht verschmolzen, sei es, daß ihr Vordringen erst in neuerer Zeit begonnen hat, sei es, daß die Bedingungen im mittleren Teil der großbritannischen Küste ihnen nicht günstig sind. Auch werden von den Orkneys und Nordschottland manche Arten erwähnt, die in den Kanal bisher nur in dessen westlichen Abschnitt vorgedrungen sind. Für diese beiden Gebiete besteht aber auch die gleiche mittlere jährliche Temperaturschwankung von etwa 6° C.

In der mittleren Nordsee ist die Verteilung so, daß die stenothermen Tiere von Norden her vordringen und, ganz ihrer Anpassungsbreite entsprechend, mehr oder weniger weit nach Süden gelangen können. Der Umstand, daß das Gebiet mit einer jährlichen Temperaturschwankung von weniger als 2° in der Nordsee teilweise noch oberhalb der 80-m-Linie liegt, hat zur Folge, daß sich hier noch bis zu 80 oder 60 m Tiefe Formen finden, die an den westeuropäischen Küsten erst von mehreren 100 m Tiefe abwärts leben, die dagegen im Norden, besonders in der warmen Jahreszeit, gelegentlich in ganz flachem Wasser sich aufhalten. Vor allem unter den Echinodermen ist durch die Fahrten des Poseidon eine Anzahl solcher Formen nachgewiesen worden.

Im südlichen Teil der Nordsee, etwa von der Doggerbank an, lehnt sich auch in den Tiefen unter 40 m die Fauna so genau an die des benachbarten Küstengürtels an, daß sie nach Zusammensetzung und Herkunft dieser fast gleich ist. Isolierte Funde einzelner Arten in der Tiefe lassen allerdings erkennen, daß sowohl vom Kanal wie von dem nördlichen Plateau Formen vordringen, deren dauernde Festsetzung in diesem Abschnitt aus solchen Einzelbefunden aber noch nicht gefolgert werden kann. Als Beispiel für die Ausbreitung von Norden her kann *Spatangus purpureus* gelten,

der auf der nördlichen Fläche unter 60 m Tiefe sehr verbreitet ist, südlich der Doggerbank aber nur ganz vereinzelt auftritt, während er im Kanal, besonders in dessen westlichem Abschnitt, wieder häufig ist.

Der Salzgehalt am Boden der Nordsee liegt im allgemeinen zwischen 34 und 35 ‰ und sinkt nur an der Küstenstrecke von Belgien bis Jütland durch Süßwasserzufluß tiefer. Für die Verbreitung der Bodentiere erscheint der Unterschied im Salzgehalte in der Nordsee nur von untergeordneter Bedeutung. Denn ein großer Teil der in der Nordsee heimischen Arten kommt auch in Gebieten mit geringerem Salzgehalt vor; es gilt das besonders von den weiter nach Norden vorgedrungenen Arten. Das Vorkommen einer Art in der Nordsee ist also im wesentlichen abhängig von ihrer Anpassungsfähigkeit an die Temperaturverhältnisse. Und da zeigt es sich, daß Formen, deren Hauptverbreitung mehr südlich liegt, im allgemeinen im Süden und in der Küstenzone der Nordsee sich aufhalten. Die verhältnismäßig hohen Sommertemperaturen des flachen Wassers sind für diese Tiere notwendig, ohne daß die niedrigen Wassertemperaturen, denen sie z. B. im Mittelmeer und an den atlantischen Küsten südlich vom Kanal nicht ausgesetzt sind, ihren dauernden Aufenthalt in der Nordsee hindern. In Gebieten mit Temperaturen, die sich im Maximum nicht über 10—12° C erheben, können sich viele südliche Formen dagegen nicht mehr halten. Wenn südliche Formen in solchen Gebieten sich ansiedeln, dann handelt es sich um stärker anpassungsfähige Formen, die einerseits schon im Süden häufig in größeren Tiefen mit niederen Temperaturen leben, andererseits auch meist eine Ausdehnung ihres Vorkommens weiter nördlich vollzogen haben.

In den größten Tiefen der nördlichen Nordsee und vor allem auch der Norwegischen Rinne, in denen das jährliche Temperaturmaximum 7° C nicht erreicht, treffen schließlich Tiefenformen aus südlichen Gegenden mit Formen zusammen, deren Hauptverbreitungsgebiet weiter nördlich liegt. Daneben gibt es aber auch zahlreiche Arten, die eine weite Verbreitung nach Norden und nach Süden hin besitzen. Finden sich diese im Süden nur in größeren Tiefen des mittleren Atlantic, dann ist zu folgern, daß niedere Temperaturen für ihr Gedeihen erforderlich sind; kommen sie dagegen auch in den Tiefen des Mittelmeeres vor, dann muß es sich um streng stenotherme Formen handeln, für die eine möglichst geringe Schwankung in der Temperatur für das einzelne Individuum Bedingung ist, während die absolute Höhe der Temperatur für die

Verbreitung der Art von untergeordneter Bedeutung ist. Alle solche Formen sind nebeneinander auf dem nördlichen Plateau und vor allem in der Norwegischen Rinne nachgewiesen. Ihr Eindringen in die Nordsee kann nur von Norden her erfolgen, und das weitere Vordringen in die mittlere Nordsee ist von der Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten abhängig.

Für das Gebiet von Helgoland ist vor allem von HEINCKE für die Fische und Mollusken und von MICHAELSEN für die polychäten Anneliden ein starkes Überwiegen südlicher Arten nachgewiesen worden. Wenn bei anderen Gruppen, z. B. bei den Echinodermen, das nicht der Fall ist, so beruht das auf der Fähigkeit eines großen Teiles der dahin gehörigen Arten, sich an die verschiedensten Temperaturen anzupassen und dementsprechend auch weit in das arktische Gebiet vorzudringen. Viele der bisher aus geringeren Tiefen, z. B. von Finmarken, bekannten Echinodermen dringen an der Norwegischen Küste nach Süden und gelangen so in die Nordsee und auch vielfach ins Skagerak und Kattegat. Bei manchen wird es sich hier um wesentlich arktische Formen handeln; doch ist auch bestimmt anzunehmen, daß bei erweiterter Forschung besonders an dem europäisch-atlantischen Abfall das Verbreitungsgebiet für viele hierhergehörige Arten sich als weit ausgedehnter erweisen wird. Vor allem die von Irland (Fisheries, Ireland, Sci. Invest.) an dem Abfall der atlantischen Küste planmäßig ausgeführten Untersuchungen haben unsere Kenntnis in dieser Richtung schon wesentlich erweitert, und neuerdings haben auch schottische Veröffentlichungen von den Fahrten des „Goldseeker“ in dem Gebiet nördlich der Shetlands und im Faröer-Kanal neues Material hierzu beigetragen. Die Fauna des nördlichen Teiles der Nordsee stellt sich so als aus eurythermen und stenothermen Formen zusammengesetzt dar, die in der Hauptsache eine weite Verbreitung nach Norden wie nach Süden aufweisen. Eigentlich arktische Formen scheinen zum größten Teil auf die Tiefen der Norwegischen Rinne beschränkt zu bleiben.

Über die Bodenfauna der norwegischen Küste hat G. O. SARS ausgedehnte Untersuchungen ausgeführt. Beim Vordringen südlicher Arten zur norwegischen Küste bildet natürlich der Golfstrom ein wesentliches Transportmittel. Außerdem bewirkt aber die Wärmemenge, die er der Küste zuführt, hier zum wenigsten bis an die Lofoten heran eine Temperatur, die ähnlich der der flachen südlichen Nordsee ist und dementsprechend die dauernde Ansiedelung südlicher Formen ermöglicht. Das gilt aber in erster Linie für Tiere mit

pelagischen Larven, vorausgesetzt, daß die schwimmenden Stadien derselben für einen Transport etwa von der Küste der Shetlands bis nach Norwegen genügend lange wahren. Bei Gruppen, für die der Golfstrom als Transportmittel ausscheidet, wie bei den Amphipoden, die dauernd am Boden leben, überwiegen im Gegensatz z. B. zu den Mollusken an der norwegischen Küste die nordischen Formen die südlichen.

Von großer Wichtigkeit vor allem auch für die Beurteilung der Bodenfauna der Ostsee ist die ebenfalls von Sars festgestellte Tatsache, daß im Innern der Fjorde, und zwar nicht nur in den Tiefen derselben, die Fauna im Gegensatz zu der der gestreckten Küstenteile einen ausgesprochen arktischen Charakter trägt. Dasselbe gilt für das Kattegat (PETERSEN) sowie für die Ostsee. Die Temperaturverhältnisse können hier nur zum Teil zur Erklärung herangezogen werden; denn im westlichen und südlichen Kattegat und in der westlichen Ostsee ist, der geringen Tiefe dieser Gewässer entsprechend, die jährliche Temperaturschwankung auch eine recht große. In der Kieler Bucht beträgt die jährliche Temperaturschwankung freilich schon bei 14 m Tiefe nur 9° C (Maximum 12°, Minimum 3°), eine Schwankung, wie sie in der südlichen Nordsee bei Dover-Calais und in der mittleren Nordsee zwischen Humbermündung und Skagen erst bei etwa 40—60 m Tiefe auftritt. Aber ein großer Teil der in der westlichen Ostsee einheimischen Arten beschränkt sich nicht auf die tiefere Zone mit geringer Wärmeschwankung, sondern lebt auch in flachem Wasser mit entsprechend größerer Schwankung. Der ausgedehnte Pflanzenwuchs, der bis zu 30 und 40 m herabreicht, bietet wiederum manchen Tierarten Aufenthalt, die z. B. auch bei Helgoland zwischen Algen sich finden und eine ausgesprochen südliche Verbreitung aufweisen (Opisthobranchier). Dagegen kommt allerdings die Mehrzahl der Lamelibranchier und der polychäten Anneliden von überwiegend nördlicher Verbreitung in der Mud-Region vor, in der schon bei 20 m Tiefe ein jährlicher Temperaturverlauf ähnlich dem der nordwestlichen Nordsee bei etwa 60—80 m sich zeigt.

Die im Vergleich mit der Nordsee und auch dem Kattegat geringe Artenzahl der Ostseetiere hängt in der Hauptsache mit dem niedrigen Salzgehalt der Ostsee zusammen. Auf dem Boden schwankt dieser in der westlichen Ostsee im allgemeinen zwischen 13 und 20‰, sinkt aber nach Osten hin immer weiter, zunächst östlich von Rügen auf etwa 8‰, um im Finnischen und Bott-

nischen Busen schließlich bis auf 2 ‰ herunterzugehen. Nur in den tieferen Mulden des Ostens (Bornholm-Tiefe, Danziger Bucht, Gotland-Tiefe) steigt er wieder bis zu 10 und 12 ‰. Mit der Verringerung des Salzgehaltes geht die stetige Abnahme der Artenzahl von Meerestieren und eine entsprechende Zunahme von Süßwassertieren von Westen nach Osten hin Hand in Hand. Die direkte Abhängigkeit der Bodenfauna der Ostsee von hydrographischen Bedingungen, speziell vom Salzgehalt, tritt in diesen zuerst von MÖBIUS klar erkannten Beziehungen deutlich zutage.

Aber bestimmte Bestandteile der Ostseefauna erfordern für ihr Vorkommen noch eine weitere Erklärung. Da sind zunächst einige Arten zu erwähnen, die außer in der Ostsee in den größeren nordeuropäischen und zum Teil auch nordamerikanischen Süßwassereen vorkommen. Dieselben oder doch sehr ähnliche Arten finden sich aber auch im marinen arktischen Gebiet. Ein Zusammenhang zwischen diesen weit auseinander liegenden Fundorten ist in der Jetztzeit nicht vorhanden. Man muß solche Arten daher als Relikte der Eiszeit betrachten und zwar aus der Zeit, als die Ostsee als Yoldia-Meer durch Ladoga- und Onega-See mit dem Eismeer in Zusammenhang stand. In postglazialer Zeit schwand dieser Zusammenhang ebenso wie der mit dem Atlantischen Ozean durch Hebung. In dem nun allseitig abgeschlossenen Ostseebecken fand eine allmähliche Aussüßung statt, und einige der aus dem Eismeer zurückgebliebenen Formen paßten sich, zum Teil jedenfalls unter geringen morphologischen Veränderungen, den geänderten Bedingungen an. Als dann das „Ancylusmeer“ durch das Kattegat erneut in Verbindung mit dem Atlantischen Ozean trat und sich sein Salzgehalt infolgedessen allmählich wieder hob, erhielten sich die Eiszeitrelikte in dem tieferen östlichen Becken, insbesondere fand keine Rückanpassung dieser ursprünglichen Salzwasserformen an einen höheren Salzgehalt, etwa durch eine Verschiebung des Wohnortes nach Westen, statt. Diese Relikte gehören verschiedenen Crustaceen-Ordnungen, den Copepoden, Isopoden, Amphipoden und Schizopoden, an.

Aber als Eiszeitrelikte der Ostsee wird noch eine Anzahl anderer Formen in Anspruch genommen, die nicht im Süßwasser vorkommen, auch nicht in solchen Seen, die zur Ancyluszeit dem Ostseebecken angehörten. Ihr gleichzeitiges Vorkommen in der östlichen Ostsee und im nördlichen Eismeer hat zu dieser Annahme geführt. Bei manchen Arten stützt sich diese Hypothese noch darauf, daß ein kontinuierliches Vorkommen auf der jetzigen Ver-

bindungsstrecke der beiden Wohngebiete in Ostsee und Eismeer, also etwa entlang der norwegischen Küste, nicht besteht, oder doch bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnte. Aber schon der vorwiegend nordische („arktische“) Charakter der Faunen von Ostsee, Kattegat, Skagerrak und dem inneren Teil der norwegischen Fjorde wird vielfach dahin gedeutet, daß die jetzige arktische Fauna früher eine weitere Verbreitung gehabt habe, und daß sich bei ihrem allmählichen Rückzug in den genannten Meeresteilen Reste erhalten haben, die eben deshalb auch als arktische Relikte gelten.

Zunächst muß hierbei hervorgehoben werden, daß sich die ins Süßwasser vorgedrungenen Eiszeitrelikte nicht gleichzeitig mit den jetzigen Salzwasserformen der Ostsee in diesem Gebiet angesiedelt haben können. Die letzteren müßten sich denn während der Ancycluszeit an den Aufenthalt im Süßwasser angepaßt und später wieder den Übergang zum Leben im Seewasser vollzogen haben, in den isoliert gebliebenen Becken aber ausgestorben sein. Daß die Mehrzahl dieser halophilen sogenannten arktischen Relikte in der Ostsee um so besser gedeiht, je höher der Salzgehalt ist, geht ja deutlich daraus hervor, daß ganz im allgemeinen die Größe der marinen Ostseetiere mit der Abnahme des Salzgehaltes, also mit der Verbreitung von Westen nach Osten hin, abnimmt. Diese jetzigen Salzwasserformen können daher erst in die Ostsee gelangt sein, nachdem durch eine erneute Senkung das Ancyclus-Meer wieder mit dem Ozean in Verbindung trat, und durch allmähliches Steigen des Salzgehaltes den Seetieren der Aufenthalt von neuem ermöglicht wurde. Der Salzgehalt des Kattegat muß vor dieser letzten Senkung höher gewesen sein als jetzt, da er durch das ständige Eindringen von schwachsalzigem Ostseewasser herabgesetzt wird. Auch die Artenzahl im Kattegat muß durch Aussterben von Formen, die sich dem schwächeren Salzgehalt nicht anpassen konnten, seit der Wiederverbindung mit der Ostsee geringer geworden sein, die Neubesiedelung der letzteren mit Seetieren ist aber notwendig von dieser reduzierten Kattegat-Fauna aus erfolgt. Die Weite des Vordringens in die östliche Ostsee hinein kann hierbei im allgemeinen als ein Maß für die Anpassungsfähigkeit der einzelnen Arten an einen geringeren Salzgehalt gelten.

Da die Anpassungsfähigkeit an bestimmte Änderungen der äußeren Bedingungen — im vorliegenden Fall an die Herabsetzung oder auch das Schwanken des Salzgehaltes — zu den eine Art charakterisierenden Eigenschaften zu rechnen ist, so müssen die

Arten, die vom Kattegat in die Ostsee vordringen konnten, auch an anderen Stellen ihres Verbreitungsgebietes ähnliche Möglichkeiten zur Ausdehnung desselben verwertet haben. Durch einen geringeren Salzgehalt zeichnen sich nun an den europäischen Küsten besonders die inneren Abschnitte der langgestreckten norwegischen Fjorde mit ihrem verhältnismäßig starken Süßwasserzufluß aus. Aber auch an den Küsten des arktischen Gebietes wird im Sommer der Salzgehalt stark herabgesetzt, in erster Linie durch die Gletscherflüsse, dann aber auch durch das Schmelzwasser des Treibeises. Das Vorkommen der gleichen Tierarten im arktischen Gebiet, dem Inneren der norwegischen Fjorde, im Kattegat und in der Ostsee ist also auf die Ähnlichkeit eines bestimmten Existenzfaktors zurückzuführen, dem sich nur ein Teil der Seetiere anzupassen vermag. Es handelt sich in dem vorliegenden Falle um Formen des borealatlantischen Gebietes, die als euryhaline Tiere ihr Vorkommen auf Binnenmeere oder auch Küstenstrecken auszudehnen vermochten, deren Salzgehalt durch dauernden oder periodischen starken Zufluß von Süßwasser beträchtlich unter dem für den Ozean typischen von etwa 35 ‰ gehalten wird.

Wenn die Zusammensetzung der Bodenfauna der genannten Bezirke nicht die gleiche ist, so ist das in der Hauptsache auf die verschiedenen Temperaturverhältnisse zurückzuführen. Durch den Golfstrom wird die Temperatur der europäischen Nordküste und anderer arktischer Küstenstriche, wie auch der flachen Teile der Barents-See wesentlich erhöht. Abschnitte des arktisch-atlantischen Gebietes, die nicht vom Golfstrom berührt werden, zeigen demgegenüber Temperaturen, wie sie der geographischen Breite entsprechen, oder es kann die Temperatur durch kalte Strömungen besonders im Sommer noch unter diese Norm heruntergehen. Von den borealen Formen der europäischen Westküste können daher Arten, die bis in die Ostsee vordringen, auch mit Ausläufern des Golfstromes recht weit in das arktische Gebiet hineingelangen, ohne daß es einer Anpassung an eigentlich arktische Temperaturen bedürfte. In den faunistischen Listen werden aber gewöhnlich schon Tiere, die nördlich von den Lofoten gefunden sind, als arktisch bezeichnet. Der „arktische Charakter“ der Faunen von Kattegat und Ostsee beruht wesentlich auf der Ausbreitung von zahlreichen Elementen derselben innerhalb der Ausstrahlungen des Golfstromes. Ist die Fähigkeit solcher Arten im Ertragen niederer Temperaturen stärker ausgebildet, dann können sie sich natürlich auch von den durch den Golfstrom beeinflussten Zonen freimachen und sich in rein

arktischen Gebieten ansiedeln. Für die Mehrzahl der in der Ostsee nachgewiesenen Arten scheint das aber nicht der Fall zu sein.

Die Temperaturverhältnisse am Boden der Ostsee hängen wie in der Nordsee im wesentlichen von der Tiefe ab. Aber während, wie schon erwähnt, eine Jahresschwankung von 9° C dort erst bei Tiefen zwischen 40 und 60 m einsetzt, und die Nordsee südlich der Linie Humbermündung—Skagen größere Schwankungen aufweist, tritt in der Ostsee die Schwankung von 9° schon bei etwa 14 m ein. In dem größten Teile der Ostsee entsprechen daher die Bodentemperaturen solchen, wie sie in der nördlichen Nordsee herrschen. Vor allem gilt das für den Abschnitt östlich von der Darsser Schwelle, also die eigentliche Ostsee, in dem nur an einem schmalen Küstenstreifen größere Temperaturschwankungen auftreten. In der flachen westlichen Ostsee ist nun auch die Zahl der eurythermen Formen noch ziemlich groß, während in der östlichen Ostsee und hauptsächlich in deren tieferen Mulden fast ausschließlich stenotherme Arten angetroffen werden.

Die Bedingungen in der östlichen Ostsee sind also für stenotherme, euryhaline Formen günstig, wie das auch für den tieferen östlichen Teil des Kattegat gilt. Die Abnahme in der Artenzahl, die sich in der Ostsee beim Vorschreiten von Westen nach Osten zeigt, kann nun für die tieferen Mulden des Ostens nicht der Abnahme im Salzgehalt zugeschrieben werden, denn dort beträgt der Salzgehalt selten unter 12‰, eine Konzentration, wie sie viel weiter westlich in flachen Gebieten mit größerer Artenzahl nicht erreicht wird. Es kommt hier ein weiterer Faktor in Betracht, und zwar die geringe Menge an gelöstem Sauerstoff, die dadurch bedingt ist, daß in den Mulden des Ostens das Wasser meistens stagniert. Nur bei lange anhaltenden Oststürmen, durch die der Wasserspiegel im Osten fällt und im Westen steigt, wird am Boden ein Unterstrom von entgegengesetzter Richtung hervorgerufen, der stärker salziges Wasser, besonders aus dem Sund, nach Osten führt, das wegen seines höheren spezifischen Gewichtes auch das Bodenwasser in den tiefen Mulden — Bornholmtiefe, Danziger Bucht, Gotlandtiefe — verdrängt. Durch solche unregelmäßig eintretenden Vorgänge werden die Existenzbedingungen in diesen Mulden für einige Zeit verändert, vor allem wird der Sauerstoffgehalt gehoben. Das salzreichere Wasser führt aber unter Umständen auch Larven von Arten mit sich, die sonst nicht im Osten vorkommen und nun für einige Zeit dort günstige Verhältnisse für ihre Entwicklung vorfinden.

Von polychäten Anneliden ist im Februar 1904 auf einer Poseidonfahrt ein Fang gemacht worden, der ein gelegentliches Vorscheiben von Kattegatformen in die östliche Ostsee klar veranschaulicht. Von Maldaniden war bisher aus der Ostsee nur eine Art, *Rhodine gracilior*, südlich vom Sund bekannt. Auch wir haben sie in der Cadet-Rinne gefunden. *Mitraria*-Larven werden zwar ganz selten auch bei Kiel gefangen, Bodenformen von Maldaniden sind aber in der westlichen Ostsee noch nicht nachgewiesen. Sehr auffällig war es daher, daß in der Danziger Bucht in einem Fang gleichzeitig 3 Maldanidenarten erbeutet wurden, *Rhodine loveni*, *Leiochone borealis* und *Asychis biceps*¹⁾. Aus den bei GEHRKE²⁾ zusammengestellten Daten ist dieser Befund dadurch zu erklären, daß etwa Mitte Februar 1903 ein salziger Unterstrom von dem Sund nach der östlichen Ostsee geflossen ist; unter dessen Einfluß ist im Mai 1903 in der Danziger Bucht ein Salzgehalt von reichlich 13 ‰ und ein Sauerstoffgehalt von 5,4 ccm pro Liter vorhanden gewesen. Bis zum Fangtage der 3 Maldanidenarten im Februar 1904 ist dann der Salzgehalt auf unter 12 ‰, der Sauerstoffgehalt auf 1,6 ccm gefallen. Es waren dementsprechend zunächst 65 ‰, dann, nach $\frac{3}{4}$ Jahren, nur noch 19 ‰ von der unter den obwaltenden Bedingungen überhaupt löslichen Sauerstoffmenge da; es ist also anzunehmen, daß die dort angesiedelten Maldaniden sehr bald an Sauerstoffmangel zugrunde gegangen sein werden.

Auch diejenigen Formen, welchen Temperatur und Salzgehalt in der östlichen Ostsee zusagen, haben in den tiefen Mulden zeitweise unter Sauerstoffmangel zu leiden, und darauf ist es zurückzuführen, daß dort nur selten ein intensiveres Tierleben herrscht. Meist finden sich in diesen Tiefen nur vereinzelt Tiere von geringer Größe. Manchmal werden aber in den Mulden zahlreiche Individuen einer Art gefangen, von Dimensionen, wie sie von ihnen selbst in der westlichen Ostsee kaum erreicht werden. Eine solche Art ist unter den Polychäten *Antinoë sarsi*, unter den Sipunculoideen *Priapulius caudatus*. Für diese selbst noch im Finnischen Busen vorkommenden Formen ist die Annahme, daß Larven derselben erst durch einen salzigen Unterstrom vom Westen herübergeführt werden müssen, hinfällig. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß für sie die geringe Temperaturschwankung in den größeren Tiefen besonders günstig ist.

1) W. NOLTE, Zur Kenntnis der Maldaniden der Nord- und Ostsee. Wissensch. Meeresunters. N. F. 15. Bd. Abtlg. Kiel. 1912.

2) JOHAN GEHRKE, Beiträge zur Hydrographie des Ostseebassins. Publications de Circonstance No. 52. Copenhague 1910.

Wenn daneben die übrigen nötigen Bedingungen, vor allem eine entsprechende Sauerstoffmenge, vorhanden sind, dann können die Individuen bis zu der für die Art überhaupt erreichbaren Größe heranwachsen. *Antinoë sarsi* wird nach MAC INTOSH im arktischen Gebiet bis zu 47 mm lang; in der Kieler Bucht erreicht sie selten 25 mm, während sie in der Gotlandtiefe von uns einmal in zahlreichen großen Individuen bis zu 40 mm Länge gefangen wurde.

Herr Prof. SPEMANN (Rostock):

Erläuterungen zu Präparaten zur experimentellen Analyse der WOLFF'schen Linsenregeneration (Präparate von Herrn H. WACHS (Rostock).

Diskussion: Herr Dr. G. WOLFF (Basel), Herr Prof. SPEMANN.

Herr Prof. PLATE (Jena): Herr SPEMANN und Herr WOLFF bestreiten, daß die Selektion bei der Entstehung der Linsenregeneration eine Rolle gespielt hat. Nach meiner Ansicht liegt kein Grund vor, die Selektion auszuschließen, denn die Linsenregeneration ist zweifellos eine nützliche Eigenschaft und kann nach demselben Prinzip wie andere nützliche Merkmale beurteilt werden. Natürlich erklärt die Selektion nicht das erste Auftreten einer Variation, sondern macht uns nur verständlich, wie eine zuerst bei wenigen Individuen vorhandene erbliche Eigenschaft allmählich zu einem Artmerkmal wurde. Als Feinde der Amphibienlarven, welche deren Augen anfressen, so daß die Linse herausfällt, kommen namentlich Dytiscuslarven und Blutegel in Betracht. Wir nehmen an, daß die nichtregenerationsfähigen Larven über kurz oder lang zugrunde gehen, da sie in ihrem Sehvermögen erheblich geschädigt sind, auch wenn nur eine Linse verloren ging. Die Regeneration einer Linse spielt sich nach mündlicher Mitteilung des Herrn Kollegen RHUMBLER, welcher viele derartige Versuche gemacht hat, in ca. 14 Tagen ab, so daß man annehmen darf, daß die meisten regenerationsfähigen Individuen am Leben bleiben, weil die Verletzung in kurzer Zeit wieder ausgeglichen ist. Unter diesen beiden Voraussetzungen muß die Zahl der regenerationsfähigen Tiere von Generation zu Generation einen höheren Prozentsatz ausmachen, denn es werden ja immer diejenigen Individuen ausgemerzt, welche jene Eigenschaft nicht besitzen. Schließlich muß

sie durch die Mitwirkung der Selektion zu einem Artmerkmal werden, wie es tatsächlich bei Triton der Fall zu sein scheint.

Herr Prof. SPemann.

Herr Prof. HARTMANN (Berlin): Erläuterungen zu Präparaten von Kernteilungszentren bei verschiedenen Protisten-Gruppen.

Herr Dr. KÜHN (Freiburg): Erläuterungen zu Präparaten und Mikrophotogrammen von Amöbenteilungen.

Herr Prof. W. SCHLEIP (Freiburg i. Br.):

Die Entwicklung zentrifugierter Eier von *Clepsine sexoculata*.

Die Eigenart des Baues und der Entwicklung des Eies von *Clepsine sexoculata*, über welche ich in einer kürzlich erschienenen Arbeit¹⁾ berichtet habe, regte mich zu dem Versuche an, den Ursachen, welche die Entwicklungsweise dieses Eies bestimmen, auf experimentellem Wege nachzugehen. Vor der Darstellung der dabei erzielten Ergebnisse muß ich kurz an den normalen Verlauf der Furchung des *Clepsine*-Eies erinnern.

1. Überblick über die normale Entwicklung.

Sie schließt sich in den meisten wesentlichen Merkmalen eng an den sog. Spiraltypus der Furchung an, weicht aber in manchen Einzelheiten recht auffällig von diesem ab. Durch zwei meridionale und senkrecht zueinander gerichtete Teilungsebenen zerfällt das Ei in vier Quadranten, die Makromeren A, B, C und D. Jede dieser Zellen schnürt am animalen Pol nacheinander drei Mikromeren ab, wobei die spirale Einstellung der Spindeln gar nicht zu bemerken oder viel weniger deutlich ist als bei andern Anneliden-eiern. Das zweite Mikromer des D-Quadranten, das die Bezeichnung 2 d führt und den sog. ersten Somatoblasten darstellt, unterscheidet sich von den übrigen sehr kleinen Mikromeren durch seine beträchtliche Größe. Soweit folgt die Entwicklung im wesentlichen durchaus dem Spiraltypus der Furchung; wenn dies für den folgenden Teilungsschritt ebenfalls zuträfe, müßte in jedem Quadranten ein weiteres Mikromer abgeschnürt werden, und das im D-Quadranten

¹⁾ W. SCHLEIP, 1914, Die Furchung des Eies der Rüsselegel, in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 37.

gebildete, also 4 d, müßte den zweiten Somatoblasten darstellen und somit die Anlagen für die beiden Mesodermstreifen enthalten, während die Schwesterzelle, das Makromer 4 D, nur noch Entoderm liefern dürfte. Tatsächlich aber setzt bei diesem Furchungsschritt eine Abweichung von dem Spiraltypus ein: Denn erstens teilt sich in den Makromeren des A-, B- und C-Quadranten — in letzterem wenigstens meistens — nur der Kern und nicht auch das Plasma; diese Abänderung ist aus Gründen, die hier nicht wiederholt zu werden brauchen, geringfügiger Natur. Zweitens teilt sich das Makromer des D-Quadranten nicht in ein Mikromer und ein Makromer, sondern in eine linke und rechte Zelle von gleicher Größe, welche die beiden Urmesodermzellen darstellen. Da von diesen allem Anscheine nach keine Entodermzellen abgespalten werden, hat mithin bei *Clepsine* das Makromer 3 D etwa die gleiche entwicklungs-geschichtliche Bedeutung, wie bei der typischen Spiralfurchung seine eine Tochterzelle 4 d.

Wie bei anderen Eiern mit Spiralfurchung sind auch bei *Clepsine* die vier Makromeren nicht gleich groß. Durch den ersten Furchungsschritt entsteht eine größere Zelle CD und eine kleinere AB, und beim zweiten teilt sich AB aequal, CD inaequal, so daß ein größeres Makromer D und drei kleinere, unter sich aber annähernd gleiche, nämlich A, B und C entstehen.

Es stimmt ferner mit den Erfahrungen, die an andern nach dem Spiraltypus sich entwickelnden Eiern gewonnen wurden, überein, daß auch bei *Clepsine* die größeren und daher absolut plasma-reicheren Zellen sich früher teilen als die kleineren; es eilt also CD dem kleineren Blastomer AB voraus und beim dritten Furchungsschritt D den drei anderen Makromeren. Die Teilungsbeschleunigung ist aber auch weiterhin bei allen großen Abkömmlingen von D zu beobachten, einerlei ob sie als Mikromeren oder als Makromeren zu bezeichnen sind, und zwar ist dies der Fall, obwohl sie zum Teil gar nicht mehr umfangreicher sind als die Makromeren A, B oder C, welche eine geringere Teilungsgeschwindigkeit besitzen.

Nun bleibt noch der Bau des normalen ungeteilten Eies von *Clepsine* zu besprechen, er ist durch eine Besonderheit ausgezeichnet, die sich in übereinstimmender Weise, so weit bekannt, nur noch bei dem Ei des *Oligochaeten Rhynchelmis* findet. Nach der Vollendung der Richtungsteilungen und vor Ausbildung der ersten Furchungsspindel sammelt sich nämlich am animalen, d. h. Richtungs-körper-Pol sowie am vegetativen Pol Bildungsplasma an; ich habe

diese seit langem schon bekannten Differenzierungen das animale und das vegetative Polplasma genannt.

Die Entstehung dieser eigenartigen Bildungen im ungefurchten Ei legt den Gedanken sehr nahe, daß sie in kausalem Zusammenhang mit der Furchungsweise des *Clepsine*-Eies stehen. So habe ich denn auch in meiner schon genannten Arbeit versucht, die Besonderheiten in der Furchung von *Clepsine* mit diesen Polplasmen in Beziehung zu bringen. Doch sollten diese Überlegungen nur den Weg zeigen, auf welchem man der Erkenntnis der Entwicklungsursachen näher kommen könnte, und dieser Weg kann natürlich nur ein experimenteller sein.

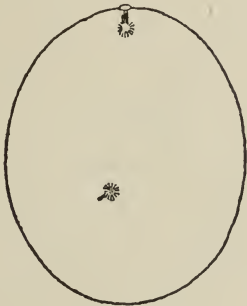
Wenn diese Entwicklungsursachen in der Verteilung der Ei-substanzen zu suchen, insbesondere also in den Polplasmen gelegen sind, so muß eine bestimmte Änderung des Eibau es eine bestimmte Abänderung der Furchungsweise zur Folge haben. Die einfachste Methode, den normalen Eibau zu verändern, besteht bekanntlich in dem Zentrifugieren der Eier, wodurch bewirkt wird, daß die Ei-substanzen entsprechend ihrem verschiedenen spezifischen Gewicht sich innerhalb des Eies umlagern und schichtenweise anordnen. Diese Methode hat man schon bei Eiern vieler und sehr verschiedener Arten in Anwendung gebracht, auch bei solchen Eiern, die sich nach dem Spiraltypus furchen, und gerade bei diesen ist man zu überraschenden Ergebnissen gelangt. Das Ei von *Clepsine sexoculata* erscheint für solche Zentrifugierungsversuche in vieler Hinsicht äußerst geeignet, andererseits verhindern gewisse in dem Material liegende Schwierigkeiten — insbesondere die Größe und Undurchsichtigkeit der Eier sowie der Umstand, daß die genannte *Clepsine*-Art ihre Eier innerhalb ganz kurzer Zeit ablegt —, daß die Analyse der Entwicklungsursachen nicht bis zu dem wünschenswerten Grade durchgeführt werden kann. Doch glaube ich trotzdem zu einigen Ergebnissen gekommen zu sein, welche zur Erklärung der Furchungsvorgänge beitragen dürften, und über die wesentlichsten von ihnen möchte ich hier kurz berichten.

2. Der Bau der zentrifugierten Eier.

Zunächst war festzustellen, welche morphologisch unterscheidbaren Substanzen im Ei vorhanden sind, welche Anordnung sie im normalen und im zentrifugierten Ei besitzen, und wie sich die Hauptachse des zentrifugierten Eies zu der des normalen verhält.

Vor und unmittelbar nach Beendigung der Richtungsteilungen ist im normalen Ei der Dotter ganz gleichmäßig verteilt; zwischen

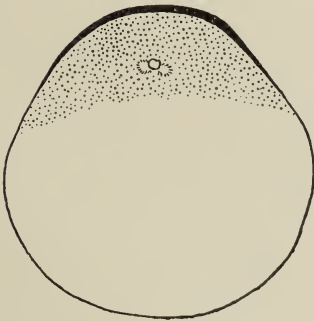
den Dotterschollen ist Plasma nur in sehr geringer Menge vorhanden, und auch die plasmatische Oberflächenschicht des Eies, das Ektoplasma, ist überall sehr dünn. Zwischen den Dotterschollen liegen im Plasma kleine, mit Osmium schwärzbare und daher wahrscheinlich fettartige Granula. Schon im eben abgelegten Ei ist die erste Richtungsspindel ausgebildet und liegt an einem Ende des



Figur 1.



Figur 2.



Figur 3.



Figur 4.

Fig. 1. Normales Ei auf dem Stadium der zweiten Richtungsteilung; Meridianschnitt.

Fig. 2. Normales Ei nach Ausbildung der Polplasma; Meridianschnitt.

Fig. 3. Ei, zentrifugiert nach Vollendung der Richtungsteilungen und vor Entstehung der Polplasma; Schnitt meridional in bezug auf die sekundäre Eiachse.

Fig. 4. Ei, zentrifugiert nach Ausbildung der Polplasma; Schnitt wie oben.

Bei sämtlichen Figuren (auch den folgenden) ist der animale oder der Plasmapol nach oben gerichtet; die Fettkappe, nur in Fig. 3 und 4 sichtbar, ist schwarz, das dichte Plasma dicht punktiert, das lockere weniger dicht punktiert und der Dotter weiß.

deutlich längsgestreckten Eies (Fig. 1). Der Spermakern findet sich ganz unregelmäßig an irgendeiner Stelle im Ei. Nach Beendigung der Richtungsteilungen, die von eigenartigen, peristaltisch vom vegetativen zum animalen Pol fortschreitenden Einschnürungen des gesamten Eies begleitet sind, und während der Vereinigung der Vorkerne geht das Ei zunächst von seiner länglichen Gestalt in

eine kugelige über, und dann bilden sich kurz darauf die Polplasma aus. Das am animalen Pol gelegene stellt im fertigen Zustand einen Ring dar, dessen Öffnung an der Stelle liegt, wo die Richtungskörper sich abschnürten; es besteht aus einer dichten, stärker färbaren Außenschicht und einer weniger dichten und weniger stark färbaren inneren Schicht von Plasma, welche meist die Ringöffnung schließt (Fig. 2). Das vegetative Polplasma besitzt keine Öffnung am vegetativen Pol; es bildet also eine Kappe, die ebenfalls aus einer dichteren, am Rande verdickten äußeren Schicht und einer weniger dichten Innenlage besteht. Im übrigen ist der Bau des Eies anscheinend unverändert, die Abnahme des oberflächlichen und des zwischen dem Dotter verteilten Plasmas ist nur gering. Die Vorkerne haben sich etwa im Mittelpunkte des Eies vereinigt, und die Richtungskörper liegen mehr oder weniger dem animalen Pol, d. h. der Öffnung des animalen Polplasma-Ringes benachbart.

So erkennen wir, daß in der Zeit zwischen den Richtungsteilungen und dem Beginn der Furchung die Organisation des Eies eine wesentliche Umwandlung erfährt, und zwar besteht diese hauptsächlich in einer stärkeren Ausbildung der Polarität des Eibaues: Vorher war die Hauptachse erkennbar an der Längsachse des Eies und an der Stelle der Richtungkörperbildung, nun aber an der Anordnung der Eisubstanzen. Auch bei Eiern vieler anderer Arten erfährt der Bau des Eiplasmas in der Zeit zwischen Richtungsteilungen und Anlage der ersten Furchungsspindel eine auffällige Veränderung im Sinne einer stärkeren Betonung der Polarität.

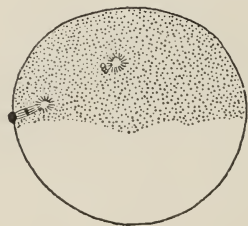
Wenn man das Clepsine-Ei $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde lang kräftig zentrifugiert, so ordnen sich seine Substanzen nach ihrem spezifischen Gewichte schichtenweise an. Ich will nicht erst das Aussehen der lebenden Eier nach dem Zentrifugieren schildern, sondern diese Änderung des Eibaues gleich an einem Schnittbild (Fig. 3) erläutern. Der nach der Achse der Zentrifuge gerichtete, also der zentripetale Eipol wird von einer dünnen Kappe dicht aneinander gedrängter Granula bedeckt, welche mit den Fettgranula identisch sind, die vor dem Zentrifugieren im Ei gleichmäßig verteilt waren. Diese Fettkappe ist nur in den nach FLEMMING fixierten Eiern erhalten, in den mit Sublimat behandelten, nach welchen die meisten der folgenden Zeichnungen angefertigt sind, ist sie durch den Alkohol vollkommen aufgelöst. Nur einige kleine Vakuolen in der äußersten Schicht des Eies bezeichnen noch die Lage der tieferliegenden Fettgranula. Ich konnte die Fixierung nach FLEMMING nicht viel anwenden, weil sie für das Objekt ungeeignet ist und den Dotter

sehr spröde macht. Unter der Fettkappe folgt eine Zone von wenig dichtem und wenig färbbarem Plasma, und der übrige, größere und zentrifugal gerichtete Teil des Eies wird von dicht aneinandergedrängten Dotterschollen eingenommen. Das besprochene Bild bezieht sich auf ein Ei, das nach Beendigung der Richtungsteilungen und vor Ausbildung der Polplasmaen zentrifugiert wurde. Wenn man ein Ei nach deren Entstehung mit der Zentrifuge behandelt, so findet man die eben beschriebenen drei Substanzen in gleicher Anordnung vor. Dazu kommen aber noch, wie Schnitte (Fig. 4) zeigen, zwei Plasmamassen, welche sich durch ihre dichte Struktur und durch ihre stärkere Färbbarkeit, insbesondere nach Fixierung mit FLEMMINGScher Flüssigkeit und Färbung mit Safranin, unzweifelhaft als die dichte Außenschicht der beiden Polplasmaen zu erkennen geben. Die eine von diesen Plasmamassen zeigt auch stets noch die charakteristische Ringform des animalen Polplasmas. Sie liegen in der lockeren Plasmazone, und zwar stets einander diametral gegenüber, an der Grenze zwischen Plasmazone und Dotter und zugleich dicht an der Eioberfläche. Sie haben durch ihre größere Dichtigkeit gewöhnlich viele Fettgranula verhindert, ihre Wanderung an den zentripetalen Pol des Eies zu vollenden. Wenn Eier auf etwas vorgeschrittenerem Stadium der ersten Furchungsteilung zentrifugiert werden, so sind die Polplasmaen nicht mehr so kompakt, sondern stellen unscharf begrenzte Verdichtungen in der Plasmazone dar. Das beruht darauf, daß zu dieser Zeit auch in normalen Eiern die Grenze zwischen der äußeren und inneren Schicht der Polplasmaen verschwindet (Fig. 7).

Wenn wir uns nun zu der Frage wenden, wie die Hauptachse des normalen Eies, welche als die primäre bezeichnet werden soll, zur Hauptachse des zentrifugierten Eies gerichtet ist, die senkrecht zur Schichtung steht und die sekundäre genannt werden soll, so ist zunächst zu betonen, daß in dieser Hinsicht die Eier sich sehr verschieden verhalten, je nach dem Entwicklungsstadium, auf welchem sie zentrifugiert wurden.

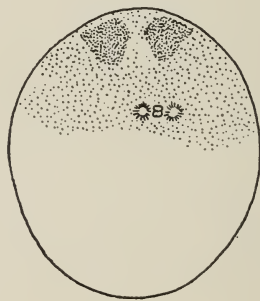
Schon vor der Entstehung der Polplasmaen ist die animale Eihälfte leichter als die vegetative; denn wenn die Richtungskörper abgeschnürt, die Polplasmaen aber noch nicht zu erkennen sind, dreht sich das Ei beim Liegen im Wasser mit dem animalen Pol nach oben. Worauf aber die größere Leichtigkeit der animalen Eihälfte beruht, habe ich noch nicht feststellen können. Während der Richtungsteilungen orientiert sich das Ei noch nicht in der geschilderten Weise; ob das darauf beruht, daß zu dieser Zeit die

animale Eihälfte noch nicht leichter ist, oder nur auf dem Umstand, daß das Ei noch längliche Form hat, habe ich nicht entschieden. Jedenfalls darf man danach erwarten, daß Eier, die während der Richtungsteilungen zentrifugiert werden, sich nicht regelmäßig mit dem animalen Pol zentripetal orientieren. Das wird nun auch durch Fig. 5 bewiesen, die nach einem Schnitt durch ein so behandeltes Ei gezeichnet ist. Man sieht die zweite Richtungsspindel an der Stelle der Eioberfläche, welcher außen der erste Richtungskörper anliegt; aus dieser Tatsache und aus der häufig gemachten Erfahrung, daß die Richtungsspindeln nur selten durch die Zentrifugalkraft von ihrer ursprünglichen Stelle entfernt werden, ist mit Sicherheit zu schließen, daß es auch hier nicht eingetreten ist. Mithin deckt sich der animale Pol nicht mit dem zentripetalen Pol, und primäre



Figur 5.

Fig. 5. Ei, zentrifugiert während der zweiten Richtungsteilung; Schnittrichtung nicht meridional.



Figur 6.

Fig. 6. Zentrifugiertes Ei mit nur einem Polplasma; Meridionalschnitt.

und sekundäre Eiachse fallen nicht zusammen. Ich fand indessen die Stelle der Richtungskörperbildung in verschiedenen zentrifugierten Eiern verschieden weit entfernt von dem zentripetalen oder „Plasma-Pol“ des Eies.

Ganz anders verhalten sich die Eier, die bald nach der Entstehung der Polplasmen, also zu Beginn der ersten Furchungsteilung in die Zentrifuge kommen. In diesen ist die animale Eihälfte jedenfalls beträchtlich leichter als die vegetative, da die nun ziemlich kugelförmigen Eier beim Liegen im Wasser den animalen Pol stets nach oben wenden. Daraus müßte man den Schluß ziehen, daß sie in der Zentrifuge den animalen Pol zentripetal einstellen. Es verhält sich aber merkwürdigerweise nicht so, wie aus folgendem hervorgeht: Einmal fand sich unter den zentrifugierten Eiern eines, das nur das ringförmige animale Polplasma ausgebildet hatte —

einen derartigen Fall hat schon VEJDOVSKY¹⁾ beschrieben — und dieses lag nun gerade am zentripetalen Pol (Fig. 6); das ist selbstverständlich, wenn die animale Eihälfte leichter als die vegetative und das Polplasma leichter als der Dotter und das übrige Plasma ist. In allen andern Fällen sind zwei Polplasmen vorhanden, und liegen wie erwähnt stets in der Plasmazone, an ihrer Grenze gegen den Dotter und einander diametral gegenüber. Das ist nicht verständlich, wenn die animale Eihälfte zur zentripetalen wird und die Polplasmen nur entsprechend ihrem spezifischen Gewicht verlagert werden. Die einzige Erklärung für dieses regelmäßige Verhalten ist folgende: die äußere Schicht der Polplasmen haftet fest an dem Ektoplasma des Eies, wie ja auch in den zentrifugierten Eiern erkennbar ist, und die beiden Polplasmen sind annähernd gleich schwer. Nun stellt sich der Ektoplasmasack mit den an ihm haftenden Polplasmen unter dem Einfluß der Wirkung der Zentrifugalkraft ins Gleichgewicht, d. h. er dreht sich so, daß die Verbindungslinie der beiden Polplasmen senkrecht zur Richtung der Wirkung der Zentrifugalkraft zu liegen kommt. Die Substanzen des Eiinnern aber ordnen sich nach ihrer Schwere schichtenweise an, ganz zentripetal die Fettgranula, dann das Plasma, das vorher zwischen den Dotterschollen verteilt war (und mit ihm ist offenbar die Innenlage der beiden Polplasmen vermengt), und schließlich zentrifugal die Dotterschollen. Wenn die Richtungskörper nach ihrer Abschnürung ihre Lage nicht mehr verändern würden, müßte man sie stets in der Nähe des animalen Polplasmarestes finden (Fig. 8), sie wandern aber schon bei normalen Eiern mehr oder weniger weit von ihrer Bildungsstelle weg, so daß man sie nicht immer an dem genannten Orte antrifft.

Wenn man Eier auf dem Stadium von zwei oder mehr Zellen zentrifugiert, so orientieren sie sich wieder in anderer Weise. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß Eier auf dem Vier-Zellenstadium den animalen Pol zentripetal wenden, und daß daher die primäre Eiachse etwa mit der Richtung der Wirkung der Zentrifugalkraft zusammenfällt. Denn die durch die beiden Teilungsebenen eindeutig bestimmte Furchungsachse fällt in diesen Eiern mehr oder weniger genau mit der Schichtungsachse, d. h. der sekundären Achse zusammen, und da die animale Eihälfte die leichtere ist, wird sie sich auch zentripetal wenden. Sehr wahr-

¹⁾ VEJDOVSKY, FR., 1888, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Lief. 1. Prag.

scheinlich ist es auch so bei Eiern, die auf dem Zwei-Zellenstadium zentrifugiert wurden, da in ihnen die Schichtungsachse ganz oder annähernd in der Ebene der ersten Teilung liegt. Wie stimmt das aber mit dem vorhin geschilderten Verhalten der Polplasma überein? Nach Beendigung der ersten Teilung und besonders im Beginne der zweiten sinken die Polplasma in das Eiinnere, verlieren also den festen Zusammenhang mit der Außenschicht des Eies und außerdem vermischen sich ihre beiden Schichten. Ich habe das in meiner eingangs genannten Arbeit ausführlich geschildert. So können nun die Polplasma ebenso wie die andern Substanzen im Eiinnern ganz nach ihrem spezifischen Gewicht in die zentripetale Eihälfte verlagert werden. Das Aufheben der scharfen Begrenzung der dichten Außenschichten aber ist die Ursache, daß man jetzt in der zentripetalen Eihälfte überhaupt keine deutlich abgegrenzten Polplasmareste findet, man erkennt nur unregelmäßig gelagerte und unregelmäßig geformte Verdichtungen in der Plasmazone.

Ich habe diese Verhältnisse so ausführlich geschildert, weil sich eine theoretisch wichtige Folgerung daraus ergibt. LILLIE¹⁾ ist bei seinen Zentrifugierungsversuchen an den Eiern von *Chaetopterus* zu der Ansicht gekommen, daß die Verlagerung nur die in der Grundsubstanz verteilten Granula und Dotterkügelchen betrifft, nicht aber die Grundsubstanz selbst. Deren Organisation und damit die primäre Polarität des Eies bleibt also erhalten, und diese bestimmt allein die Teilungsrichtungen. Es müssen diese also trotz der Verlagerung gewisser Substanzen in den zentrifugierten Eiern ganz normal ausfallen. Bei *Clepsine* kann es sich so nicht verhalten, falls die Grundsubstanz identisch ist mit dem Bildungsplasma, das zwischen den Dotterschollen verteilt und in den Polplasma enthalten ist. Denn auch ohne eingehende Erläuterung ist aus den besprochenen Abbildungen ohne weiteres ersichtlich, daß die Verteilung des Bildungsplasmas durch das Zentrifugieren verändert wird. Die Ansicht von LILLIE wäre nur unter der Voraussetzung zu halten, daß das Wesen der Organisation des *Clepsine*-Eies auf einer morphologisch nicht zum Ausdruck kommenden Intimstruktur, einem das ganze Ei durchziehenden Netzwerk einer Substanz beruht, welche von der Verlagerung nicht betroffen wird und kein Hindernis für die Wanderung anderer Substanzen darstellt. Diese Annahme findet zwar keine Stütze in dem Bau des Eies von

¹⁾ LILLIE, FR. R., 1909, Polarity and bilaterality of the annelid egg. Experiments with centrifugal force, in Biol. Bull., Vol. 16.

Clepsine, man könnte aber zu ihr gedrängt werden durch die Teilungsweise der zentrifugierten Eier, und diese soll daher im folgenden behandelt werden.

3. Die Einstellung der Spindeln beim ersten bis dritten Teilungsschritt.

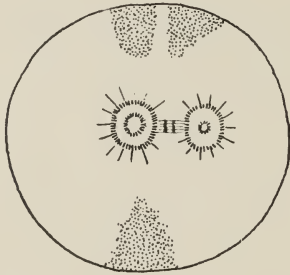
Die Spindeln des ersten (Fig. 7) und des zweiten Furchungsschrittes normaler Eier liegen erstens in der Äquatorialebene des Eies, zweitens sind sie senkrecht zur (primären) Eiachse gerichtet, und drittens stehen die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes senkrecht zur Achse der ersten Furchungsspindel. Die Ursachen der letzteren Erscheinung, die in der Alternanzregel zum Ausdruck kommen, sollen nicht weiter erörtert werden.

Von der Eintrittsstelle des Spermas kann es nicht bedingt sein, daß die Spindeln in der Äquatorialebene liegen, und der Meridian des Sperma-Eintritts kann die erste Teilungsebene nicht determinieren; denn diese ist keine Meridianebene, weil das Ei sich inaequal teilt. Die geschilderte Einstellung der Spindeln kann auf zweierlei Weise erklärt werden: Entweder ist sie auf eine näher nicht bekannte Art bestimmt durch die Anordnung der sichtbaren Eisubstanzen, insbesondere also der Polplasmen; oder sie beruht auf dem Vorhandensein einer Intimstruktur des Eies, so daß die Anordnung der sichtbaren Eisubstanzen die Teilungsrichtung nicht kausal bedingt. Das Verhalten der zentrifugierten Eier muß die Entscheidung darüber bringen.

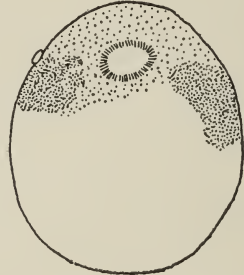
In denjenigen Eiern, die vor Ausbildung der Polplasmen in die Zentrifuge kamen, liegt die erste Furchungsspindel parallel der Schichtung, und die Teilung ist inbezug auf die neugeschaffene sekundäre Eiachse meridional. Es scheint also, daß die Spindel-einstellung von der neuen Anordnung der Eisubstanzen bestimmt wird. Obgleich ich diesen Schluß für richtig halte, kann er doch nicht als bewiesen gelten, da ich aus bestimmten Gründen zu wenige derartig behandelte Eier besitze, und da das Lageverhältnis von primärer und sekundärer Eiachse in diesen Eiern nicht mehr sicher festzustellen ist.

In Eiern, die nach Ausbildung der Polplasmen zentrifugiert wurden, war die Spindel zu Beginn des Versuches schon mehr oder weniger ausgebildet oder ihre Einstellung durch die Richtung der Verbindungslinie der beiden Teilungszentren angedeutet. Nach dem Zentrifugieren liegt die Spindel erstens dem zentripetalen Pol genähert, meist in der Plamazone oder aber auch an ihrer Grenze

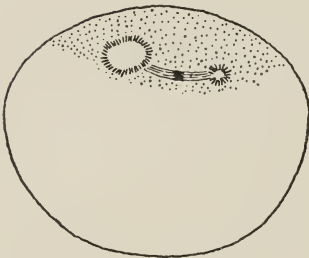
gegen den Dotter; die verschieden starke Verlagerung der Spindel führe ich im Einklang mit Beobachtungen anderer Autoren darauf zurück, daß die Spindel weniger verschieblich ist, wenn sie durch eine stark ausgebildete Strahlung fest verankert ist. Zweitens liegt die Spindel etwa in gleicher Entfernung von beiden Polplasmaresten und senkrecht zu der Verbindungslinie derselben. Und drittens steht sie auch senkrecht zur sekundären Eiachse und liegt daher parallel zur Schichtung (Fig. 8 u. 9).



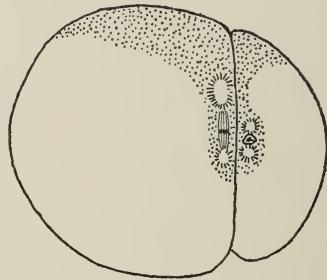
Figur 7.



Figur 8.



Figur 9.

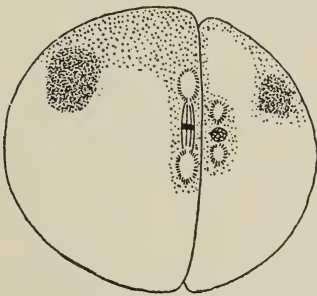


Figur 10.

- Fig. 7. Normales Ei auf dem Stadium der ersten Furchungsteilung; Meridionalschnitt; Grenze zwischen Außen- und Innenschicht der Polplasmareste verwischt.
 Fig. 8. Ei, zentrifugiert zu Beginn der ersten Furchungsteilung. Schnitt parallel zu der sekundären Eiachse und der Verbindungslinie der Polplasmareste.
 Fig. 9. Ebenso, Schnittrichtung aber parallel der sekundären Eiachse und senkrecht zur Verbindungslinie der Polplasmareste; diese daher nicht sichtbar.
 Fig. 10. Ein gleiches Ei, aber auf dem zweiten Furchungsschritt begriffen; Schnittrichtung wie in Fig. 9.

Beim zweiten Teilungsschritt liegen die beiden Spindeln erstens wieder gleichweit von den beiden Polplasmaresten entfernt und senkrecht zu ihrer Verbindungslinie; zweitens aber senkrecht zur Schichtung und damit parallel zur sekundären Eiachse (Fig. 10). Daß sie zugleich senkrecht zur Richtung der ersten Furchungsspindel stehen, soll, wie oben schon bemerkt wurde, nicht näher erklärt werden.

Es liegen also die Spindeln des ersten und zweiten Teilungsschrittes im zentrifugierten Ei in bezug auf die Verbindungslinie der Polplasmareste genau so, wie die Spindeln des normalen Eies in bezug auf die primäre Eiachse. Wenn wir nun die Annahme machen, daß in den zentrifugierten Eiern die hypothetische Intimstruktur ungestört erhalten ist, und daß ihre Achse — die primäre Eiachse — mit der Verbindungslinie der Polplasmareste zusammenfällt, so erscheint die Ansicht begründet, daß die Intimstruktur es ist, welche ungeachtet der Anordnung anderer Substanzen die Teilungsrichtung bestimmt. Doch macht der Umstand, daß die erste Furchungsspindel — von zwei gleich zu erwähnenden Ausnahmefällen abgesehen — stets parallel zur Schichtung orientiert ist, das



Figur 11.



Figur 12.

Fig. 11. Gleiches Stadium wie Fig. 10; Schnitt parallel der sekundären Eiachse und der Verbindungslinie der Polplasmen.

Fig. 12. Gleiches Stadium und gleiche Schnittrichtung.

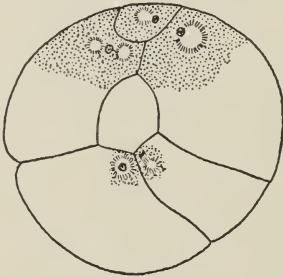
Zugeständnis nötig, daß neben der Intimstruktur die schichtenweise Anordnung der sichtbaren Eisubstanzen auch von Einfluß auf die Spindeleinstellung ist.

Es gibt aber Ausnahmefälle von dem geschilderten Verhalten: in einem Falle muß die erste Furchungsspindel nicht senkrecht, sondern parallel zur Verbindungslinie der beiden Polplasmareste gelegen haben, wie die vollzogene Teilung (Fig. 11) beweist; in zwei andern hatte die erste Furchungsspindel senkrecht zur Schichtung gelegen, und in einem dieser beiden Eier waren die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes parallel zur Verbindungslinie der Polplasmen gerichtet (Fig. 12). Das beweist also ebenfalls, daß die hypothetische Intimstruktur die Teilungsrichtung nicht unabänderlich bestimmt.

Die Entscheidung bringt der Verlauf des dritten Teilungsschrittes. Normalerweise werden bei diesem am animalen Pol Mikromeren abgeschnürt; daß die Teilung jetzt ganz anders aus-

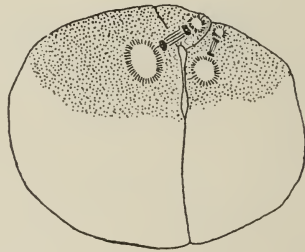
fällt als vorher, kann man sich durch die Hypothese von Boveri¹⁾ verständlich machen, nach welcher der Ablauf eines Teilungsschrittes einen Entwicklungsfaktor darstellt, indem er den Zustand des Eiplasmas verändert. Das kommt in der Entwicklung von *Clepsine* auch morphologisch zum Ausdruck, da nach Beendigung des zweiten Furchungsschrittes die Polplasmata sich endgültig vom Ektoplasma trennen und ins Eiinnere einsenken; auch bei zentrifugierten Eiern tritt dies ein (Fig. 12).

Wenn nun die auf der vorausgesetzten Intimstruktur beruhende Polarität des Eies den Ort der Mikromerenbildung bestimmt, und wenn, was nach den beiden ersten Teilungsschritten annehmbar erscheint, die Achse der Intimstruktur mit der Verbindungslinie der Polplasmareste zusammenfällt, so müssen sich die Mikromeren



Figur 13.

Fig. 13. Mikromerenbildung eines Eies, das zu Beginn der ersten Furchungsteilung zentrifugiert wurde. Schnitt parallel der sekundären Eiachse.



Figur 14.

Fig. 14. Zweiter Teilungsschritt eines gleich behandelten Eies; dieselbe Schnittrichtung.

der zentrifugierten Eier an der Stelle des animalen Polplasmarestes abschnüren, also jedenfalls, wenn dieser nicht mehr erkennbar ist, an der Grenze von Plasmazone und Dotter. Das aber tritt nicht ein, es kommt überhaupt in diesen Eiern nie zur Bildung eines annähernd normalen 8-Zellen-Stadiums. Wenn Mikromeren überhaupt zustande kommen, schnüren sich zwei von den an den Plasmapol anstoßenden Zellen ab, während die Teilung in den beiden andern stets ganz anormal und individuell sehr verschieden verläuft (Fig. 13). Vielleicht sind die seltenen Fälle, in denen zentrifugierte Eier schon auf dem 2-Zellenstadium dazu neigen, Mikromeren am Plasmapol zu bilden (Fig. 14), mit der Hypothese BOVERI'S nicht unvereinbar: die Teilung zentrifugierter Eier ist sehr stark verlangsamt; daher kann die Zustandsänderung des Plasmas, welche

¹⁾ BOVERI, TH., 1910, Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Zugleich ein Beitrag zur Frage qualitativ ungleicher Chromosomen-Teilung. Festschr. f. R. HERTWIG, Bd. 3.

Mikromerenbildung bedingt, bei diesen unter Umständen schon nach der ersten Teilung erreicht sein.

Aus den mitgeteilten Tatsachen aber ergibt sich, daß bei *Clepsine* keine Grundsubstanz vorhanden ist, deren Organisation durch das Zentrifugieren ungestört bleibt, und welche ohne Rücksicht auf die Verlagerung der übrigen Eisubstanzen die Teilungsrichtungen in normaler Weise weiterbestimmt. Denn weder unter der vorhin gemachten Voraussetzung, daß die Hauptachse einer solchen Intimstruktur mit der Verbindungslinie der Polplasmen zusammenfällt, noch wenn wir etwa annehmen, daß sie sich mit der sekundären Eiachse deckt, sind die Teilungsrichtungen des zentrifugierten Eies als normal zu bezeichnen. Dagegen lassen sich die Tatsachen zwanglos mit der Auffassung vereinigen, daß die Teilungsrichtungen ausschließlich durch die Anordnung der sichtbaren Eisubstanz in einer allerdings nicht näher bekannten Weise determiniert werden: Im normalen Ei stellen sich die Spindeln der beiden ersten Furchungsschritte in einer Ebene ein, die in bezug auf die beiden Polplasmen äquatorial liegt; bei der Entwicklung zentrifugierter Eier ist es ebenso, nur kommt dazu noch der Einfluß der künstlich hergestellten Verteilung der übrigen Eisubstanzen. Wenn dieser Einfluß individuell variabel ist, wofür Gründe vorhanden sein können, so sind auch die oben geschilderten Ausnahmefälle verständlich. Im normalen Ei werden, nachdem die Polplasmen ihren ursprünglichen Ort verlassen und sich verändert haben, die Mikromeren am animalen Pol abgeschnürt, und da dieser der leichtere ist, kann die Determinierung der Bildungsstätte der Mikromeren wieder auf Substanzanordnung zurückgeführt werden. In den zentrifugierten Eiern schnüren wenigstens die beiden Zellen, welche an dem leichteren Plasmapol liegen, an diesem Mikromeren ab, in den beiden andern Zellen verläuft die Teilung ganz anormal. Das stimmt also mit der Auffassung überein, daß der Ort der Mikromerenbildung durch die Substanzanordnung bestimmt wird.

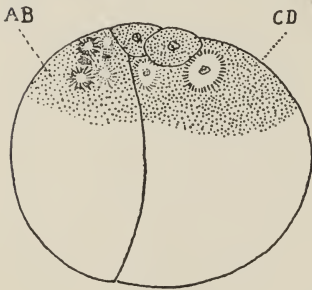
Das Verhalten der zentrifugierten Eier gab entgegen meinen Hoffnungen keinen sicheren Aufschluß über die Beziehung der Substanzanordnung zur Ausbildung heteropolarer Spindeln und damit zur inäqualen Natur der Teilung des Eies und des Makromers CD. Ich gehe deshalb auf diese Frage hier nicht ein.

4. Die weiteren Teilungen im D-Quadranten.

Die Eier, welche zu Beginn der ersten Furchungsteilung zentrifugiert wurden, bringen es nicht zu einem annähernd normalen

8-Zellen-Stadium; die Ursachen hierfür habe ich im vorstehenden angegeben.

Bei Eiern, welche nach der ersten Furchungsteilung in die Zentrifuge kommen, fallen die primäre und die sekundäre Eiachse, der animale und der Plasma- oder zentripetale Pol ganz oder nahezu zusammen, wie oben ausführlich besprochen wurde. Für die Eier, die auf dem 2-Zellen-Stadium zentrifugiert wurden, konnte dies allerdings nur sehr wahrscheinlich gemacht werden, doch stimmt ihr weiteres Verhalten sehr gut mit dieser Annahme überein. Nun



Figur 15.

Mikromerenbildung eines Eies, das auf dem Zwei-Zellenstadium zentrifugiert wurde. Rekonstruktion.

handelt es sich darum, die fernere Teilungsweise dieser Eier festzustellen, wobei in der Hauptsache nur der entwicklungs-geschichtlich so bedeutungsvolle D-Quadrant berücksichtigt werden soll.

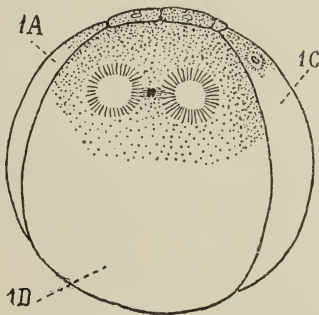
In den auf dem 2-Zellen-Stadium zentrifugierten Eiern werden die Spindeln nach dem zentripetalen Pol verlagert; sie liegen im Plasma, und zwar unter sich und mit der ersten Teilungsebene wie mit der Schichtung parallel, daher senkrecht zur sekundären und höchstwahrscheinlich auch senkrecht zur primären

Eiachse. Die zweite Plasmateilung wird, vermutlich wegen der Lage der Spindeln, nicht oder unvollkommen durchgeführt. Dann werden Mikromeren am Plasmapol abgeschnürt (Fig. 15). Nur bis zu diesem Stadium verläuft die Entwicklung normal, die Entstehung eines ersten Somatoblasten habe ich bei diesen Eiern nie beobachtet.

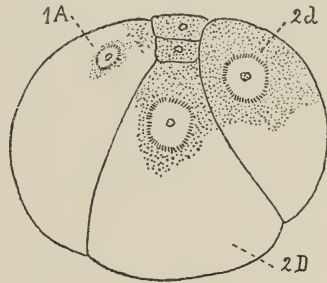
Wenn Eier auf dem 4-Zellen-Stadium zentrifugiert werden — wie wir gesehen haben, stets in der Richtung der primären Eiachse —, dann liegen zunächst die vier Kerne ganz in der Nähe des animalen Poles im Plasma. Danach kommt es zur Abschnürung eines typischen ersten Mikromeren-Quartettes. Das Makromer des D-Quadranten ist selbstverständlich weitaus das plasmareichste, da es ja die Überbleibsel der Polplasmen enthält, und das Plasma ist natürlich im zentripetalen Teil dieser Zelle angesammelt. Nach Abschnürung von 1 d geht der Kern von 1 D wieder zur Mitose über, und die Spindel ist nun nicht wie in normalen Eiern im Sinne einer laetropen Spirale gelegen, sondern parallel zur Schichtung und damit in einer senkrecht zur Furchungsachse stehenden Ebene (Fig. 16). Einmal fand ich die Teilung des Plasmas auch durchgeführt; es war 1 D ganz entsprechend der Spindelstellung in zwei

gleichgroße, durch eine meridionale Ebene getrennte Blastomeren geteilt. Leider bin ich infolge einer Lücke in meinem Material nicht imstande festzustellen, wie die weitere Entwicklung dieser Eier verläuft. Immerhin ist es sicher, daß in Eiern, die nach Sonderung des Makromers D zentrifugiert wurden, die nächste Teilung dieser Zelle ganz normal, die zweite bis zu einem gewissen Grade annähernd normal vor sich geht.

Schließlich wurden noch Eier zentrifugiert, in denen die Mikromeren 1d und 1c abgeschnürt und 1a und 1b in Bildung begriffen waren. In diesen ist, wie die normale Entwicklung zeigt, die Spindel von 1D ausgebildet und hat eine Orientierung, welche einer läotropen Spirale entspricht. Unmittelbar nach dem Zentrifugieren



Figur 16.



Figur 17.

Fig. 16. Teilung von 1D in einem Ei, das auf dem 4-Zellenstadium zentrifugiert wurde; Rekonstruktion.

Fig. 17. Ei, das auf dem 6-Zellenstadium zentrifugiert wurde; Teilung von 1D vollendet; Schnitt parallel der sekundären Eiachse.

fand ich die Spindellage nur sehr wenig oder nicht verändert, was wohl wieder auf dem Umstand beruht, daß die Strahlung stark ausgebildet ist. Die Teilung des Makromers 1D erfolgte denn auch ganz entsprechend dieser Spindelstellung, indem ein mehr animalwärts und rechts gelegener erster Somatoblast, und ein mehr gegen den vegetativen Pol zu und links gelegenes Makromer 2D entstand (Fig. 17). Allerdings variierte die Lage und das Größenverhältnis dieser beiden Zellen mehr als normal. Abweichend verhält sich regelmäßig nur ihr Plasmareichtum, denn das Plasma sammelt sich beim Zentrifugieren im zentripetalen Teil von 1D an und wird daher zum größeren Teil dem ersten Somatoblasten mitgegeben und nicht wie normal auf beide Blastomeren etwa gleichmäßig verteilt. Die weitere Entwicklung verlief, so weit ich das an den Abkömmlingen des D-Quadranten verfolgt habe, mehrere Teilungsschritte hindurch bis auf eine später zu besprechende Abänderung ganz normal.

Einen zum Ausschlüpfen bereiten Embryo habe ich aus keinem zentrifugierten Ei erzielt. Das ist nicht zu verwundern, da selbst ganz normale Eier, wenn sie aus dem Kokon genommen werden und sich daher unter anormalen Bedingungen entwickeln müssen, früher oder später Abweichungen von der typischen Entwicklung zeigen und danach absterben.

Die Beobachtungen an den auf dem 2-Zellen-Stadium oder später zentrifugierten Eiern zeigen aber einwandfrei, daß die normale Entwicklung des D-Quadranten an das Vorhandensein und die typische Anordnung der ihm normalerweise zukommenden Substanzen gebunden ist. In Eiern, die auf dem 2-Zellen-Stadium in die Zentrifuge kamen, bekommt infolge der Ansammlung des Plasmas am zentripetalen Pol des Blastomers C D die Zelle C abnorm viel, D abnorm wenig Plasma, oder es trennen sich die beiden Makromeren gar nicht; und in solchen Eiern kommt es auch nicht zur Bildung eines ersten Somatoblasten. Wenn Eier auf dem Stadium von 4 Zellen zentrifugiert werden, muß sich die Spindel in 1 D unter dem Einfluß einer abnormen Substanzanordnung anlegen, und die Teilungsrichtung ist daher auch abgeändert.

5. Die Teilungsgeschwindigkeit.

Schon aus der normalen Entwicklung hatte ich den Schluß gezogen, daß bei *Clepsine* eine Zelle sich um so rascher teilt, je mehr Polplasmasubstanz sie erhält und je größer ihr absoluter Plasma-gehalt ist. Das stimmt mit längst bekannten Erfahrungen überein. Schwierigkeiten schien mir nur der Umstand zu bereiten, daß das Makromer C, obwohl es kein Polplasma erhält, sich doch erheblich rascher teilt als A und B. Ich bin aber seitdem darauf aufmerksam geworden, daß während des Verlaufes der zweiten Furchungsteilung Anzeichen dafür vorhanden sind, daß sich ein Teil der Polplasmasubstanz schon wieder zwischen den Dotterschollen verteilt; daher muß also C doch plasmareicher sein als A und B.

Das Verhalten der zentrifugierten Eier bestätigt dieses Ergebnis ganz ausnahmslos. Ein Blick auf die Fig. 10—15 zeigt, daß die plasmareichere Zelle stets in der Teilung voran ist (auch läßt sich feststellen, daß sie sich vollkommener teilt als eine fast nur Dotter enthaltende; vgl. Fig. 12). Ich will nur Fig. 17 genauer besprechen. Normalerweise teilt sich der erste Somatoblast langsamer als das Makromer 2 D, da er zwar etwa ebensoviel Polplasmasubstanz wie dieses besitzt, aber nur halb so groß ist und daher absolut genommen weniger zwischen den Dotterschollen verteiltes Plasma enthält.

In den Eiern, die auf dem Stadium von 6 Zellen zentrifugiert wurden, kommt in den ersten Somatoblasten mehr Polplasma-substanz zu liegen, als in das Makromer 2 D, ersterer wird dadurch absolut plasmareicher und teilt sich tatsächlich nun auch rascher; da dies nur aus einer Reihe von Schnitten zu ersehen ist, muß ich bezüglich der Abbildungen auf die ausführliche Arbeit verweisen.

6. Ergebnis.

Wie ich schon aus der normalen Entwicklung des *Clepsine*-Eies geschlossen hatte, beweisen auch die mitgeteilten experimentellen Ergebnisse, daß die morphologisch zum Ausdruck kommende Ei-Struktur, also die Anordnung der sichtbaren Eisubstanzen einen wesentlichen Einfluß auf die Teilungsrichtung, die Teilungsweise bestimmter Zellfolgen und die Teilungsgeschwindigkeit besitzen. Irgend einen Anhaltspunkt für die Annahme, daß eine morphologisch nicht zum Ausdruck kommende Intimstruktur des Eies die Entwicklung beherrscht, fand ich nicht. Die Frage, ob die sichtbaren Eisubstanzen auch die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Zellen, in die sie gelangen, determinieren, ob sie also als sogenannte organbildende Stoffe anzusehen sind, wird durch diese Beobachtungen nicht entschieden. Ein näheres Eingehen auf die Literatur, das aber in dieser kurzen Mitteilung nicht zugänglich ist, würde zeigen, daß zwar eine Reihe von Beobachtungen mit meinen Ergebnissen übereinstimmt, aber viele andere, namentlich auf experimentellem Wege gewonnene Resultate mit den meinigen in auffälligem Widerspruch stehen. Ich möchte daher meine Resultate durchaus nicht ohne weiteres verallgemeinern, wie ich auch anerkenne, daß sie noch Lücken offenlassen, die ich durch weitere experimentelle Untersuchungen auszufüllen hoffe.

Im Zoologischen Institut waren Präparate zu den Vorträgen der Herren Dr. SCHAXEL, Prof. HOFFMANN, Prof. HARTMANN, Dr. KÜHN ausgestellt.

Fünfte Sitzung.

Donnerstag, den 4. Juni, 9—1 Uhr.

Auf Antrag der Rechnungsrevisoren wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

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: [Vierte Sitzung 221-253](#)