© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber Metamorphose, ungeschlechtliche Vermehrung, Generationswechsel.

Von

Rud. Leuckart.

Bevor die Entwicklungsgeschichte eine selbstständige Stellung in der Reihe unserer zoologischen Disciplinen errungen hatte, galt es als Regel, dass die Thiere bei der Geburt oder dem Hervorschlüpfen aus dem Ei ihre volle Entwicklung besässen. Die Säugethiere, Vögel und zahlreiche andere Geschöpfe aus der nächsten Umgebung, die sich in den verschiedenen Zuständen und Verhältnissen des Lebens leicht beobachten liessen, zeigten ja schon als neugeborne Individuen die grösste Uebereinstimmung mit ihren Mutterthieren.

Nur wenige Formen schienen hiervon eine Ausnahme zu machen, wie die Frösche und Insekten. In der frühesten Jugend waren diese von ihren Mutterthieren verschieden. Erst nachdem sie so eine Zeitlang ein selbstständiges Leben geführt hatten, sah man sie, bald allmälig, bald plötzlich (bei eintretender Häutung), Gestalt und Lebensweise der Eltern annehmen.

Im Gegensatz zu den erstern Thieren sagte man von diesen letztern, dass sie eine Metamorphose durchliefen.

Zu einer Zeit, in der man die Bildungsvorgänge im Ei nach der Theorie der sogenannten Evolution erklärte, in der man also annahm, dass die Keime der Thiere bereits vorgebildet seien und ohne weitere Gestaltveränderung durch blosses Wachsthum der Geburt allmälig entgegenreiften, war mit diesem Ausdruck die Verschiedenheit zwischen jenen beiden Vorgängen gewiss hinreichend bezeichnet. Seitdem wir aber durch directe Beobachtung wissen, dass die Entwicklung aus dem Ei beständig durch einen allmäligen Aufbau des Körpers aus den Elementen des Dotters vermittelt wird, müssen wir die Metamorphose als ein Gemeingut aller Thiere ansehen. Nicht durch den Besitz der Metamorphose überhaupt unterscheiden sich also die Frösche und Insekten von jenen andern Thieren, sondern dadurch, dass ein Theil dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Metamorphose bei ihnen eine freie ist, in die ersten Zeiten des selbstständigen Lebens hineinfällt.

Gegenwärtig kennen wir eine sehr grosse Anzahl von Thieren mit einer solchen freien Metamorphose. Die Krebse und Tausendfüssler, Spinnen, Mollusken, Würmer, Echinodermen, Akalephen und Polypen stellen dazu ihr Contingent. Die Verbreitung dieser Entwicklungsweise ist nicht bloss grösser, als man im Anfang vermuthen konnte, sondern überhaupt grösser, als die Verbreitung jener andern ersterwähnten Entwicklungsweise. Die freie Metamorphose wird um so allgemeiner, je tiefer man nach unten in der Scala der thierischen Formen hinabsteigt. Trotzdem sehen wir uns zunächst ausser Stande, in der Organisation der betreffenden Geschöpfe dafür einen Grund angeben zu können.

Auch bei den Thieren ohne eigentliche freie Metamorphose finden sich übrigens nach der Geburt noch häufige Veränderungen in der Form und Entwicklung einzelner Körpertheile. Manche Säugethiere (und Vögel) haben als neugeborne Individuen noch geschlossene Augen und eine nackte Haut, viele entbehren noch längere Zeit der Zähne u. s. w. Noch verbreiteter ist es, dass die äussern auszeichnenden Attribute des Geschlechtes, Barthaare, Geweihe, Hörner, Sporne u. s. w. erst später, nach der Geburt, gebildet werden.

Wenn man mit strenger Consequenz verfahren wollte, so müsste man in diesen Veränderungen gleichfalls die Zeichen einer freien Metamorphose erkennen. Doch wir sind nicht gewohnt, derartige untergeordnete Veränderungen in dieser Weise aufzufassen. Nur auffallendere Umgestaltungen des Körpers und seiner äussern Organe pflegen wir mit dem Namen einer Metamorphose zu bezeichnen.

Solche Beschränkung mag allerdings von praktischem Vortheil sein, aber für natürlich können wir dieselbe nicht ansehen. Die Erscheinungen der freien Metamorphose lassen sich gegen diese anderweitigen Veränderungen nicht abgrenzen. Ohne Ausnahme beruhen sie alle auf denselben plastischen Processen.

Und diese beschränken sich nicht einmal auf die Zeit der Entwicklung. Sie begleiten das ganze Leben bis zum Tode. Dass die spätern Producte dieser Processe sich nicht als neue Theile und Organe dem Körper hinzufügen, auch nicht einmal zur Umgestaltung der vorhandenen dienen, sondern diese nur allmälig ersetzen, so wie dieselben durch ihre Leistungen allmälig verbraucht werden, kann keine wesentliche Verschiedenheit bedingen. Mögen diese Processe den Stoffwechsel oder die Entwicklung des Körpers begleiten, in beiden Fällen sind sie dieselben, auf dieselbe Weise vermittelt.

Die Phänomene der Entwicklung stehen natürlicher Weise am Anfang des thierischen Lebens, hier aber über einen verschieden grossen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zeitraum verbreitet. Bei den einen Thieren drängen sie sich auf eine verhältnissmässig kurze Lebensperiode zusammen, in andern nehmen sie für sich einen längern Zeitabschnitt in Anspruch.

In allen Fällen kommt aber ein grosser Theil dieser Vorgänge schon während des Eilebens zur Aeusserung, während einer Periode, deren wesentliche Aufgabe ja bekanntlich in der Bildung des Embryo aus den Dotterelementen erschöpft wird. Ist es nun dann bei Weitem grössere Theil, oder selbst die ganze Reihe der Entwicklungsphänomene, die zu dieser Zeit durchlaufen wird, so schliessen sich die neugebornen Thiere in Form und Ausbildung an die Mutterthiere an. Sehr viele Thiere aber erwarten den Zustand der völligen Entwicklung nicht im Innern ihrer Eihüllen. Schon vorher durchbrechen sie dieselben, um ein selbstständiges Leben zu beginnen und dann erst im weitern Verlauf desselben ihre Entwicklung zu vollenden. Es sind die Thiere mit freier Metamorphose, die diese letztern Verhältnisse darbieten.

Durch eine vergleichende Untersuchung des äussern und innern Baues bei diesen Thieren müssen wir die Ueberzeugung gewinnen, dass dieselben relativ früher geboren werden, als die übrigen. Die Entwicklung der einzelnen Körpertheile und Organe bei den neugebornen Individuen, die unvollständige Ausbildung (Skelett u. s. w.) oder gar der Mangel derselben (Extremitäten u. s. w.) repräsentirt Verhältnisse, die den embryonalen Zuständen anderer Thiere ohne freie Metamorphose parallel laufen. Auch die directe Beobachtung des Entwicklungslebens im Ei überzeugt uns von der Frühgeburt der Thiere mit freier Metamorphose. Da wenigstens können wir solches nicht verkennen, wo die Eihüllen gleich nach den ersten Anfängen der Körperentwicklung, sehr bald nach vollendeter Dotterklüftung, durchbrochen werden.

Ueberhaupt bietet die Zeit der Geburt in der Thierwelt die grössten Verschiedenheiten, dieselben, die wir in dem Entwicklungszustand oder dem Grad der Reife wahrnehmen, in welchem die einzelnen Thierformen aus dem Ei hervorkommen. Von dem Eintritt dieses Actes ist ja die jedesmalige Reife des neuen Individuums abhängig. Die Säugethiere, die mit geschlossenen Augen und nackter Haut geboren werden, haben ein relativ kürzeres Eileben, als die übrigen u. s. w. Zwischen der vollständigen Ausbildung und dem ersten Aufbau des Leibes liegen eine Menge von Entwicklungsmomenten, deren jedes einzelnes die Möglichkeit der Geburt unter gewissen Voraussetzungen (einer bestimmten Organisation) zulässt.

Je früher die Geburt eintritt, eine desto grössere Reihe von Entwicklungsphasen muss später, während des selbstständigen Lebens, durchlaufen werden, desto grösser wird auch die Verschiedenheit des jungen Thieres von dem ausgebildeten Geschöpfe erscheinen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Man glaube aber nicht, dass mit der unvollständigen Entwicklung die Eigenthümlichkeit der freien Metamorphose schon vollständig erschöpft sei. Wäre dem so, so würden die neugebornen Individuen, die sogenannten Larven, unmittelbar an die embryonalen Entwicklungsstufen der verwandten Geschöpfe ohne freie Metamorphose sich anschliessen, gewissermassen die embryonalen Zustände derselben wiederholen. M braucht aber nur die Larven von Hyas, Pagurus, Palaemon, Hommarus mit den Embryonen des Flusskrebses, die Larven von Polynoë, Nereis mit den Embryonen von Exogone u. s. w. zu vergleichen, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass die Larven jener erstern Thiere noch ihre besondere Eigenthümlichkeiten besitzen, dass sie mit bestimmten Organen und Ausrüstungen versehen sind, die den Embryonen der andern Thiere entweder völlig oder doch wenigstens in gleicher Form und Ausbildung abgehen.

Diese besondern Ausrüstungen der Larven werden wir übrigens sogleich als eben so viele Nothwendigkeiten erkennen, sobald wir nur bedenken, dass die betreffenden Thiere, wenn sie ein selbstständiges Leben führen sollen, auch die Mittel zu einer Wechselwirkung mit der umgebenden Natur besitzen müssen, also bestimmter Organe bedürfen, die den übrigen Embryonen natürlich ohne Nachtheil fehlen können. Aber die blosse Anwesenheit solcher Organe ist noch nicht hinreichend. Auch Form und Ausbildung derselben muss der jedesmaligen Organisationsstufe, der Körpergrösse und den Bedürfnissen sich anpassen, wenn ihre Leistungen in zweckmässiger Weise sich entfalten sollen.

In diesem Umstand liegt nun auch ein neuer Grund für die Verschiedenheit der Larven und ausgebildeten Thiere. Wie wir oben erwähnten, stehen beide ja auf verschiedenen Entwicklungsstufen, und zwar um so mehr, je früher die Geburt der Larve eintritt. Da die Organe derselben nun aber in Anwesenheit und Ausbildung nach dem jedesmaligen Grade der Entwicklung sich richten, so wird Form und Ausrüstung des Körpers bei beiden auch in einem grössern oder geringern Grade sich unterscheiden müssen. Dass hiermit eine gleichzeitige Verschiedenheit der Lebensweise verbunden sein müsse, braucht wohl kaum noch besonders hervorgehoben zu werden. Lebensweise und Organisation verhalten sich ja beständig wie die zwei Glieder einer Gleichung, in der keine einseitige Veränderung irgend eines Factors zulässig ist [1]).

[1]) Dass die Existenz eines Thieres unter zweien verschiedenen Formen (als Larve und ausgebildetes Geschöpf) mit abweichender Lebensweise in manchen Fällen für die Erhaltung der ganzen Art von grosser Bedeutung sei, ist leicht ersichtlich. Namentlich da, wo die Lebensweise der ausgebildeten Thiere mit Gefahren verschiedener Art verbunden ist, wird diese Bedeu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Doch vielleicht wird das, was wir hier auseinander gesetzt haben, noch deutlicher werden, sobald wir es an einigen Beispielen erläutern.

Betrachten wir von unserm Gesichtspunkt aus zunächst die bekannte Metamorphose des Frosches. Schon in früher Zeit der Entwicklung muss dieses Thier sein Ei verlassen, auf einem Stadium, wo es noch ohne Extremitäten ist, wo die Skelettheile ihrer spätern Festigkeit und Gliederung noch entbehren, wo selbst die Muskelmassen noch nicht einmal ihre genuinen histologischen Charaktere tragen. Den Anforderungen eines Landlebens kann solcher Körper unmöglich entsprechen. Zu diesen gehört namentlich (gleichviel ob bei Anwesenheit oder Mangel der Extremitäten) eine Kraftleistung des locomotiven Apparates, die dem jungen Frosche unmöglich wird. Das Thier erscheint deshalb als ein Wasserbewohner, in einem Medium, in dem es mit geringern Bewegungskräften ausreicht. Das Hinterleibsende hat sich in einen ansehnlichen Ruderschwanz verlängert, der in passender Weise den Mangel der Extremitäten ersetzt. Die Anordnung des respiratorischen Apparates steht mit Lebensweise und Aufenthalt in teleologischem Zusammenhang. So lange die Bewegung des Körpers noch sehr beschränkt ist, in den ersten Tagen, besitzt die Larve blosse Kiemen, zu denen sich später auch noch Lungen gesellen, deren Gebrauch ja insofern von der Beweglichkeit abhängt, als er eine häufige und leichte Annäherung an den Wasserspiegel voraussetzt. Im Anfang nähren sich diese Larven von dem Eiweiss ihrer Eier, an dem sie fast bewegungslos anhängen. Späterhin geniessen sie vegetabilische Substanzen, die sie ohne grosse Anstrengung in genügender Menge herbeischaffen können. Der Nahrung der ausgebildeten Frösche müssen die Larven noch eine längere Zeit entsagen. Diese verlangt gewisse Leistungen, denen die Organisation der jungen Thiere noch nicht gewachsen ist. Um nun aber jene Pflanzenkost in zweckmässiger Weise zu verarbeiten, besitzen die Larven eine eigne Bildung des Kieferapparates, wie des Darmkanales, eine neue Abweichung von der Ausrüstung der erwachsenen Thiere.

Durch die erste Bildung der Extremitäten wird Form und Lebensweise der Larven nur wenig verändert. Erst wenn diese eine hinreichende Stütze gewähren, wenn auch die Entwicklung des Skelettes die Möglichkeit des Landlebens darbietet, erst dann verlassen die jun-

tung augenscheinlich. Man erinnere sich z. B. nur daran, dass die ausgebildeten frei beweglichen Akalephen bei ihrer Leichtigkeit von den Wellen häufig an den Strand geschleudert werden und hier zu Grunde gehen. Mag dieses nun auch bisweilen ganze Schaaren dieser Thiere betreffen: ihre festsitzenden Larven sind wegen ihrer abweichenden Lebensweise gesichert und werden den etwaigen Verlust leicht wieder ersetzen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gen Thiere das Wasser. Kiemen und Ruderschwanz gehen dann allmälig verloren. Die Larve nimmt die Lebensweise und Organisation des Mutterthieres an.

Ganz anders würde es sein, wenn die jungen Frösche längere Zeit als Embryonen in ihren Eihüllen verweilen könnten, wenn sie erst nach vollständiger Entwicklung der Wirbelsäule, Extremitäten und Muskeln geboren würden. Eine freie Metamorphose mit allen ihren Eigenthümlichkeiten würde dann unnöthig sein.

Auf der andern Seite ist aber auch nicht zu verkennen, dass die Froschmetamorphose einen grossen Theil ihrer Eigenthümlichkeiten der spätern Lebensweise des ausgebildeten Thieres verdankt. Wäre der ausgewachsene Frosch ein Wasserbewohner, der sich schwimmend umherbewegte, wie viele seiner nächsten Verwandten, so würde seine Metamorphose viel weniger auffallend sein. Der Schwanz der Larve würde dann bleiben, Arm und Bein nach ihrer Bildung nur wenig wachsen. Es giebt auch wirklich manche froschartige Thierformen, die durch eine derartige Lebensweise der freien Metamorphose fast gänzlich enthoben sind, die nach der Geburt kaum grössere Umgestaltungen erleiden, als manche Thiere, denen wir keine freie Metamorphose zuzuschreiben pflegen.

An andern Beispielen sieht man fast noch deutlicher, wie bedeutungsvoll für die Metamorphose es ist, ob die in den Larven noch fehlenden oder unvollständig entwickelten Körpertheile in dem spätern Leben eine geringere oder grössere Rolle spielen, wie überall im letztern Fall der Larvenbau einer abweichenden Lebensweise angepasst ist.

Sehen wir nun auf die freie Metamorphose der Insekten.

Die wesentlichste Auszeichnung der Insektenlarven besteht bekanntlich in dem Mangel der Flugapparate. In denjenigen Fällen, wo die entwickelten Thiere nur gelegentlich und selten von ihren Flügeln Gebrauch machen, wo diese namentlich nicht zum Aufsuchen der Nahrung verwendet werden, wird die flügellose Larve die Lebensweise der Eltern im Wesentlichen theilen können. Weitere Abweichungen vom Bau der Mutterthiere sind dann nicht nöthig. In diesem Falle befinden sich die Orthopteren und Hämipteren, die Insekten mit sogenannter unvollständiger Metamorphose, deren Larven von den ausgebildeten Thieren kaum mehr sich unterscheiden, als die nackt gebornen Säugethiere von ihren Eltern.

Ein Anderes aber ist es mit den Schmetterlingen, Fliegen u. s. w. Wollte man diesen Thieren die Flugwerkzeuge nehmen, ohne den übrigen Bau zu verändern, so würden dieselben in kurzer Zeit aus Mangel an passender Nahrung zu Grunde gehen müssen. Die Flugwerkzeuge sind hier zur Herbeischaffung der Nahrung ganz uner-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lässlich [1]). Sollen die Larven nun trotz diesem Mangel leben können, so müssen sie auf eine andere Nahrung angewiesen sein, die sie mit ihren sonstigen locomotiven Kräften in hinreichender Menge herbeischaffen können. Da sich dieses aber nur durch eine entsprechende Abweichung in der Construction der Fresswerkzeuge und des gesammten Darmkanales erreichen lässt, so wird es erklärlich, warum die Larven dieser Thiere in ihrem Gesammtbau weit mehr von den ausgebildeten Individuen sich entfernen [2]), als die Larven der Heuschrecken und Wanzen.

In gleicher Weise kann man auch bei den übrigen Thieren sich überzeugen, dass die Eigenthümlichkeiten der Larven, die nicht einen unmittelbaren Ausdruck der unvollständigen Entwicklung bieten (die also, wenn ich so sagen soll, nicht blosse Bildungshemmungen sind), in den physiologischen Beziehungen zu der Aussenwelt begründet und gewissermaassen vorgezeichnet sind.

So stehen z. B. die Larven der kurzschwänzigen Krebse insofern in ihrer Entwicklung hinter dem ausgebildeten Thiere zurück, als sie noch des Bauches und seiner Anhänge entbehren. In diesen Organen fehlen ihnen die locomotorischen Apparate der spätern Thiere. Aber jene Larven müssen sich gleichfalls bewegen, um ihrem Nahrungsbedürfniss zu genügen. Sie haben deshalb ihre eignen Locomotionsorgane. Die spätern Beikiefer sind es, die zu diesem Zweck ganz eigenthümlich entwickelt erscheinen.

Ebenso verhält es sich bei den Gasteropoden und Acephalen mit freier Metamorphose. Sie werden zu einer Zeit geboren, in welcher der Fuss noch sehr rudimentär ist und als Locomotionsorgan noch nicht functioniren kann. Da sie nun aber ohne Bewegung nicht existiren können, sind ihnen in den sogenannten Segeln besondere locomotive Gebilde gegeben. Späterhin, wenn sie sich des Fusses in gehöriger Weise bedienen können, verkümmern diese Apparate oder werden durch passende Umbildung zu andern Leistungen verwendet. Tritt die Geburt aber auch noch vor der Bildung der Segel ein, bald nach vollendeter Dotterklüftung, bevor noch irgend ein Organ besonders angelegt ist, so dient eine einfache Ciliarbekleidung als Locomotionsapparat.

Man sieht leicht ein, dass alle derartige Abweichungen durch die frühzeitige Geburt, welche die Ausbildung der spätern Locomotions-

[1]) Man wende hier nicht ein, dass es ja doch eine Anzahl von Fliegen, (weiblichen) Schmetterlingen u. s. w. gebe, die auch im ausgebildeten Zustand ohne Flügel leben. Ueberall sind hier mit diesem Mangel bestimmte anderweitige Veränderungen in Organisation und Lebensweise verbunden.

[2]) Ein Weiteres über die Eigenthümlichkeiten dieser Larven sehe man in meinem Aufsatz „über den Bau der Insekten", der im Archiv für Naturgeschichte nächstens veröffentlicht wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

organe im Innern der Eihüllen unterbrochen hat, nothwendig geworden sind. Mit diesen Organen würden die jungen Thiere gleich von Anfang an die Möglichkeit der spätern Lebensweise besitzen und ohne weitern Nachtheil alle jene besondern provisorischen Ausrüstungen entbehren können. Die Entwicklung würde dann ohne freie Metamorphose sein.

Doch selbst die freie Metamorphose schliesst den Mangel jener besondern Einrichtungen des Larvenkörpers nicht vollständig aus. Unter gewissen günstigen Umständen können die jungen Thiere möglicher Weise existiren, ohne mit der Aussenwelt in jenen regen Verkehr zu treten, wie die übrigen Larven und ausgebildeten Geschöpfe. Wenn sie an Orten leben, wo sie gehörigen Schutz vor Nachstellungen und sonstigen Gefahren finden, wo ihnen in hinreichender Menge eine passende Nahrung geboten wird, so dass diese ohne weitere Vorbereitung durch die Mundöffnung oder die gesammte äussere Oberfläche eingenommen werden kann, dann verliert die Bewegung ihre sonstige bedeutungsvolle Stellung in der Reihe der zur Erhaltung des Lebens zusammenwirkenden Functionen. Solche Larven können ohne Nachtheil alle jene besondere Einrichtungen entbehren, die unter andern Umständen nöthig sind, um die wechselnden Beziehungen der jungen Thiere zu der Aussenwelt zu vermitteln. Sie verhalten sich zu den ausgebildeten Formen, wie einfache Hemmungsbildungen und unterscheiden sich von den Embryonen verwandter Thiere ohne freie Metamorphose nur durch den Mangel der Eihäute.

Die Bedingungen einer solchen Larvenform finden sich übrigens nur bei wenigen Thieren, nur da, wo eine besondere Bruthöhle die Eier aufnimmt und den spätern Larven das Material für ihre Ernährung [1]) bis zur vollständigen Ausbildung bietet. Durch solche Umstände ist z. B. die Wasserassel der Nothwendigkeit einer auffallendern Umgestaltung enthoben, obgleich sie bereits zu einer Zeit das Ei verlässt, in der die Segmentanhänge und Segmente des Leibes kaum erst angelegt, geschweige denn ausgebildet sind. Wäre dieses Thier genöthigt, durch eigne Thätigkeit seine Nahrung zu suchen, so würde es zu diesem Zwecke besonderer provisorischer Organe bedürfen, wie die übrigen Krebse mit freier Metamorphose, die Frösche u. s. w.

Aehnliche Beispiele finden sich auch bei Thieren anderer Abtheilungen, bei Echinaster und Asteracanthion Mülleri unter den Echinodermen, bei Actinia unter den Polypen u. s. w. Wir dürfen auch getrost behaupten, dass unter den Säugethieren die Beutler, die ja be-

[1]) Gewöhnlich wird dieses Material (wie z. B. bei der Wasserassel, vergl. *Rathke* Abhandl. zur Bildungs- und Entwickelungsgesch. II. S. 90) von den Wandungen der Bruthöhle ausgeschieden. Seltner finden sich, wie bei den Beutlern, zu diesem Zwecke eigne Drüsen (Milchdrüsen).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kanntlich in sehr früher Zeit geboren werden, schwerlich einer auffallenden freien Metamorphose entbehren würden, wenn die Bruthöhle der Eltern nicht die Jungen aufnähme und ernährte.

Von grossem Interesse ist in dieser Hinsicht auch die Entwicklung der Pipa. Dass die Embryonen derselben jemals einen (ausgebildeten) Ruderschwanz u. s. w. besitzen, wird bei ihrer Lebensweise (dem Aufenthalt in den dorsalen Brutzellen) sehr unwahrscheinlich. Und wirklich habe ich auch bei ihnen (leider standen mir nur Embryonen aus den spätern Stadien zu Gebote) die Spuren jener embryonalen Ausrüstungen vergeblich gesucht.

Solche Beobachtungen müssen natürlich unsere Ansicht von der provisorischen Natur der eigentlichen Larvenorgane vollkommen rechtfertigen und immer mehr die Ueberzeugung uns aufdringen, dass die Eigenthümlichkeit der freien Metamorphose lediglich in einer frühzeitigen, vor der vollendeten Entwicklung eintretenden Geburt begründet sei. Nach dieser Erkenntniss erwächst uns nun aber die weitere Aufgabe, den Ursachen dieser auffallenden Erscheinung nachzuforschen.

Wir werden hierbei vor allen Andern an eine besondere Beschaffenheit des Dotters zu denken haben, dessen Material ja bekanntlich die Bedürfnisse beim Aufbau des embryonalen Leibes bestreitet. Es ist an sich nicht nur sehr wahrscheinlich, sondern auch mit allen unsern Kenntnissen über den Process der Entwicklung in vollster Uebereinstimmung, dass der Gehalt des Dotters an plastischer Substanz mit dem Producte seiner (chemischen und morphologischen) Umwandlung, mit dem Embryo, in einer ganz bestimmten Beziehung stehe. Reicht dieser Gehalt nicht für die ganze Entwicklungszeit aus, so wird er schon vorher erschöpft, und eröffnet sich dann nicht in anderweitigen Veranstaltungen (durch das dem Dotter etwa hinzugefügte Eiweiss oder durch besondere Zufuhr von Aussen, wie bei den Säugethieren) eine neue und hinreichende Quelle von Nahrung, so muss der Embryo schon vorher seine Eihülle verlassen [1]), um auf andere Weise, meist

[1]) Ist unsere Ansicht richtig, so wird man schon in der relativen Grösse des Dotters ein ungefähres Maass für den Entwickelungsgrad des Embryo bei der Geburt haben — wenigstens bei den eierlegenden Thieren, obgleich auch hier natürlich das etwa vorhandene Eiweiss nicht ausser Betracht bleiben darf. Jedenfalls wird (unter sonst gleichen Umständen) ein relativ grösserer Dotter ein reicheres Material enthalten und deshalb auch seinen Embryo bis zu einer weitern Entwickelungsstufe hinführen können, als ein kleinerer. So stehen denn auch z. B. die Eier des Frosches in Vergleich mit denen der beschuppten Amphibien an Grösse sehr auffallend zurück. Natürlich darf es sich übrigens bei solchen Vergleichungen nur um ähnliche Formen auf möglichst gleicher Organisationsstufe handeln. Ein Thier, zu dessen vollständiger Entwickelung es einer weitern und complicirteren Reihe von Bildungsvorgängen bedarf, muss ja auch mit einem verhältnissmässig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch eigne Thätigkeit, die fehlenden Materialien herbeizuschaffen. Dass diese eigne Thätigkeit der Embryonen in einigen Fällen durch die Gunst der äussern Verhältnisse (Aufenthalt und Ernährung in einer Bruthöhle) unnöthig wird, ist kein Grund gegen diese Annahme. Es ist genug, dass auch hier die Embryonen nach der Geburt eine neue Nahrungszufuhr bekommen und für die Verwendung derselben ganz gleichgültig, woher diese stammt.

Einer besondern Beachtung aber bedarf es, dass wir eine Anzahl von Larven (von Polypen, Akalephen, Echinodermen, Ascidien und a.) kennen, die noch in den ersten Zeiten ihres freien Lebens des Mundes und Darmkanales entbehren. Fänden sich dieselben während dieses Zustandes etwa in einer Bruthöhle, deren ernährender Inhalt auf endosmotischem Wege durch die äussern Bedeckungen in den Körper hineindringen könnte, so würde dieser Umstand unserer Vermuthung keine besondere Schwierigkeit entgegenstellen. So aber leben diese Geschöpfe bereits im Freien, wo sie wohl schwerlich ohne Beihülfe eines eignen Apparates vom Ergreifen und weitern Bearbeiten der Nahrungsmittel sich ernähren können. Sollten solche durch die Haut in das Innere des Körpers eingeführt werden, müssten sie in flüssiger Form vorhanden sein. Aber das Wasser, die Wiege jener Organismen, enthält keine flüssigen organischen Substanzen, wenigstens nicht in solcher Menge, dass sie für die nutritiven Bedürfnisse eines Thieres ausreichten [1]).

Käme es hier blos darauf an, auch bei dem Mangel der Mundöffnung die Möglichkeit einer zeitweiligen Existenz im Freien für diese Larven zu erweisen, so würde hierzu schon die Beobachtung hinreichen, dass sie im Innern noch einen grossen Theil des ursprünglichen Dotters bei sich führen, also auch ohne neue Nahrungszufuhr eine Zeitlang vor Mangel geschützt sind.

Aber gerade diese Beobachtung zeigt uns, dass in diesen Fällen die Ursache der frühen Geburt nicht in der spärlichen Ausstattung des Dotters mit plastischer Substanz liegen kann. Allein trotzdem brauchen wir dieselbe noch nicht ausserhalb [2]) des Eies zu suchen. Wir

reichern Dottermaterial ausgestattet sein, wenn es keine freie Metamorphose durchlaufen soll. Man braucht nur die Dotter eines Fisches, Reptils und Vogels von gleichem Volumen neben einander zu halten, um zu sehen, wie der Nahrungsgehalt derselben in passendem Grossenverhältniss zu den Bedürfnissen der Entwickelung stehet.

[1]) Dieser Umstand scheint nur wichtig genug, um darauf den Ausspruch zu gründen, dass alle frei lebenden Organismen ohne Mund (also auch das Infusorienganzes Euglena, Peridinium und verwandte Formen) aus der Reihe der Thiere entfernt werden müssen.

[2]) Vielleicht hat man in manchen Fällen einer solchen frühzeitigen Geburt auch noch an die Möglichkeit zu denken, dass dieselbe eintrete, weil durch die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wissen ja, dass neben den quaternären und ternären Verbindungen auch noch mancherlei Salze im Dotter sich vorfinden, die bei der Bildung des jungen Thieres und seinem Gewebe gleichfalls nothwendig sind. Fehlt nun eines dieser Salze, so wird dieselbe Nothweudigkeit der Geburt eintreten müssen, wie bei Mangel der sonstigen Substanzen. Und die Abscheidung der Salze aus dem Wasser wird ja auch ohne Mund und Darm durch die endosmotischen Vorgänge an der Körperoberfläche geschehen können.

Wahrscheinlicher Weise ist daher der Grund der Frühgeburt auch hier in einer unzureichenden Ausstattung der Eier gelegen.

Eine solche unzureichende Ausstattung der Eier erlaubt nun aber jedenfalls die Bildung einer grössern Menge derselben im mütterlichen Organismus. Das für diese Zwecke bestimmte Material würde bei einem Thiere, dessen Junge bereits auf der Hälfte ihres Entwicklungsganges geboren werden, nur etwa für halb so viele Eier hinreichen, wenn die freie Metamorphose vermieden werden sollte.

Durch solche Betrachtung kommen wir nun zu dem interessanten Resultat, dass durch die freie Metamorphose die Production einer zahlreicheren Nachkommenschaft ermöglicht ist. Sie ist ein Mittel, die Fruchtbarkeit der Thiere zu erhöhen.

Da die Fruchtbarkeit im Wesentlichen durch die Dauerhaftigkeit der Arten bestimmt ist und diese (schon gegen die geringere Grösse, die wir als ungefähres Maass derselben ansehen können) mit der Vereinfachung der Organismen immer mehr abnimmt, so werden wir es auch erklärlich finden, dass die freie Metamorphose bei den niedern Thieren ungleich häufiger ist, als bei den höhern, Von den Thieren ohne freie Metamorphose werden wir demnach vermuthen dürfen, dass sie (wenn sie die Zahl ihrer Nachkommen nicht etwa auf andere Weise zu vergrössern vermögen) einer grössern Dauerhaftigkeit sich zu erfreuen haben. Diese braucht sich übrigens nicht immer geradezu in einer längern Durchschnittsdauer des Lebens auszusprechen. Sehr wesentlich wird sie auch davon abhängig sein, ob die betreffenden Thiere unter mehr oder minder ungünstigen Verhältnissen leben, einer gsössern oder geringern Verfolgung von Seiten ihrer Feinde ausgesetzt sind u. s. w., so wie davon, ob sie in ihrer Organisation, in Sitten und Lebensweise die Mittel besitzen, sich den von hieraus ihnen drohenden Gefahren mehr oder minder leicht zu entziehen.

In der freien Metamorphose besitzt die Natur aber nicht das einzige Mittel, die Nachkommenschaft eines Thieres ohne weiteres Zuthun

Umhüllungen des Embryos der Wechselverkehr mit der Atmosphäre nicht in hinreichendem Maasse stattfinden könne. Bekanntlich geschieht ja die Entwickelung der Eier nur bei gleichzeitiger Aufnahme von Sauerstoff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der mütterlichen Organismen zu vergrössern. Derselbe Effect kann auch durch eine ungeschlechtliche Vermehrung der Sprösslinge (durch die verschiedenen Formen der Theilung [1]) und Knospenbildung) erreicht werden.

Wo aus irgend welchen Gründen bei einem Thiere die Zahl der geschlechtlich erzeugten Nachkommen (mögen diese nun mit oder ohne freie Metamorphose sich entwickelt haben) den Bedürfnissen des Naturhaushaltes nicht entspricht, da tritt die ungeschlechtliche Vermehrung, als suppletorische Veranstaltung, in ihr Recht ein [2]).

Im Allgemeinen wird die ungeschlechtliche Vermehrung nach denselben Verhältnissen, die wir bei der Verbreitung der freien Metamorphose als bedingende Momente hervorgehoben haben, über die Thierreihe vertheilt sein. Mit der höhern Entwicklung des thierischen Lebens und Baues wird sie an Häufigkeit abnehmen, während die einzelnen Arten an Dauerhaftigkeit gewinnen.

Ueberdiess bietet auch der einfachere und gleichmässigere Bau der niedern Thierformen schon an sich den Phänomenen der ungeschlechtlichen Vermehrung einen sehr viel günstigern Angriffspunkt. Wo der gesammte Körper kaum mehr ist, als ein Multiplum von einzelnen gleichartigen Theilen, da wird auch wohl ein jeder aliquoter Theil die Bedingungen des selbstständigen Lebens enthalten. Durch einfache Theilung wird ein solches Thier sich leicht vermehren. Sollte dieses Theilstück (als Knospe) auch vielleicht noch nicht von Anfang an die ganze Menge der zum Leben nothwendigen Organe besitzen, so wird es diese doch jedenfalls immer noch leichter aus sich erzeugen können, als die einzelnen Apparate eines complicirteren Organismus.

[1]) Ob die Theilung nach der Quere oder Länge vor sich gehet, hängt (neben der Organisation) wohl hauptsächlich von der Form der betreffenden Thiere ab. Lange und schmale Formen werden sich eher durch Quertheilung, kurze und breite eher durch Längstheilung vermehren. Aehnlich ist es mit der äussern Knospenbildung. Die seitliche oder excentrische Knospenbildung entspricht der Längstheilung, die Knospenbildung in Achse oder Continuität der Quertheilung.

[2]) In manchen Fällen wird durch diese ungeschlechtliche Vermehrung offenbar auch die Verbreitung der Thiere an bestimmten schwer zu erreichenden Localitäten ausserordentlich begünstigt. Man gedenke nur z. B. der Cestoden, die auf den manchfachsten, oft sehr eigenthümlichen Wegen in das Innere des thierischen Körpers gelangen, in solche Thierformen hinein, die in jeder Hinsicht den Bedürfnissen dieser Parasiten genügen. Müsste ein jedes einzelne Thier diese Wanderung bestehen, auf der gewiss viele Tausende von Keimen zu Grunde gehen, so würde die Verbreitung derselben nur sehr gering sein. So aber producirt ein jedes einzelnes Thier nach glücklicher Ueberführung in den Körper eines passenden Wirthes auf ungeschlechtlichem Wege viele Hunderte von neuen Thieren, die natürlich der Unsicherheit und Fährlichkeit einer weitern Wanderung enthoben sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ist nun aber in dieser Weise das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung durch die Einfachheit der Organisation in hohem Grade erleichtert, erscheint es auch sehr natürlich, dass die ersten Stadien des Lebens vor allen übrigen zu solcher ungeschlechtlichen Production einer Nachkommenschaft sich hinneigen. In dieser Zeit zeigt ja der Körper noch keineswegs seine volle Entwicklung.

In der That giebt es nun wenige Thiere, die sich im erwachsenen Zustand ungeschlechtlich vermehren. In den meisten Fällen beschränkt sich diese Erscheinung auf die Zeit vor der Geschlechtsreife.

Zum Theil liegt dieser Umstand übrigens auch wohl darin begründet, dass die spätere Ausbildung der Genitalien und die Production der Generationsflüssigkeiten eine bedeutende Menge von bildungsfähiger Substanz in Anspruch nimmt, so dass eine gleichzeitige Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege, die natürlich gleichfalls nur durch einen gewissen Aufwand an Material vermittelt ist, in den meisten Fällen dadurch verhindert wird.

Unter solchen Umständen werden wir sicherlich auch bei den Larven die Möglichkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung vermuthen dürfen. Wegen der grössern Einfachheit ihres Baues werden diese ja viel geeigneter dazu sein, als etwa die spätern Zustände der Entwicklung.

Und sehr viele Larven bieten uns auch wirklich die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Vermehrung. Allerdings nicht alle — aber wir finden diese Erscheinungen ja eben so wenig bei allen übrigen Thieren. Wo die gewöhnlichen Mittel der geschlechtlichen Fortpflanzung schon hinreichen, da wird jede andere Vermehrung unnöthig.

Mitunter fehlt aber auch gerade den Larven die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Multiplication, während die spätern Stadien der Entwicklung dieselbe besitzen (Syllis, Clavelina, Polypi). Indessen scheinen dieses nur solche Fälle zu sein, wo den jungen Larven das Material (und damit auch die Möglichkeit) zu einer Prolification abgeht, entweder, weil sie überhaupt noch keine Nahrungsmittel geniessen oder auch vielleicht durch ihre Ausrüstung verhindert sind, dieselben auch für eine etwaige Nachkommenschaft in genügender Menge herbeizuschaffen.

Durch das Zurückgreifen der ungeschlechtlichen Vermehrung in das Larvenleben (also durch Combination mit der freien Metamorphose) wird nun aber einer der wunderbarsten Vorgänge in dem gesammten Bildungsleben der Thiere bedingt. Die junge Brut der Larven (die meistens durch Knospenbildung producirt wird) bekommt nämlich eine abweichende Form und Organisation. Sie wird nicht wieder zu einer neuen Larve, sondern tritt sogleich in ein weiteres Stadium der Entwicklung. Sie wiederholt den Bau ihrer geschlechtlich entwickelten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorfahren, während die Larve selbst vielleicht niemals eine weitere Umwandlung erleidet. Sie erschöpft ihre Aufgabe, indem sie auf ungeschlechtlichem Wege eine neue Nachkommenschaft producirt.

Ich weiss sehr wohl, wie ich gegen die herrschende Ansicht verstosse, wenn ich in dieser Fortpflanzung durch wechselnde Generationen nichts Anderes sehe, als eine ungeschlechtliche Vermehrung während des Larvenlebens — wenn ich sie also nicht nach *Steenstrup's* Vorgang als eine eigne und selbstständige Art der Brutpflege betrachte, sondern einer weit verbreiteten, längst bekannten Erscheinung unterordne. Aber die Wissenschaft soll nicht künstlich trennen, wo sie natürlich vereinigen kann.

Der innige Zusammenhang zwischen Generationswechsel und ungeschlechtlicher Vermehrung ist auch von *Steenstrup* nicht unbeachtet geblieben. Anstatt aber nun die Eigenthümlichkeiten des erstern aus den besondern Umständen abzuleiten, die hier etwa das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung begleiten, anstatt, mit andern Worten, den ganzen Generationswechsel nur als eine gewisse Form der ungeschlechtlichen Vermehrung zu betrachten, hat er gerade umgekehrt versucht, die gesammte ungeschlechtliche Vermehrung als eine Art Generationswechsel zu deuten [1]).

Steenstrup stützt diese Ansicht mit der Behauptung, dass bei jeder ungeschlechtlichen Vermehrung das Mutterthier, wie die Larve bei dem Generationswechsel (die er deshalb auch mit dem besondern Namen der Amme bezeichnet), beständig geschlechtslos — d. h. unentwickelt — bleibe, dass also nur in der Nachkommenschaft desselben (in der zweiten Generation) die volle geschlechtliche Entwicklung wieder erreicht werde. Von dieser Behauptung ist indessen nur so viel richtig, dass die betreffenden Thiere zur Zeit der Prolification gewöhnlich, wie wir schon erwähnt haben, der Geschlechtsorgane entbehren. Aber auch dieses ist keine durchgreifende Regel. Bei Clavelina [2]) und Microstomum [3]) sieht man (vielleicht auch bei den Bryozoen und Polypen) die Erscheinung der ungeschlechtlichen Vermehrung an vollständig ausgebildeten, geschlechtlich entwickelten Individuen. Ebenso werden die übrigen Thiere mit ungeschlechtlicher Vermehrung in späterer Zeit gleichfalls zu geschlechtlicher Fortpflanzung befähigt, wie wir wenigstens von Syllis prolifera [4]) und Nais proboscidea [5]) wissen.

Auf solche Weise verliert die Ansicht von *Steenstrup* nun aber

[1]) Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus, S. 104.
[2]) *R. Leuckart*, zur Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane, S. 6
[3]) *Schultze*, im Archiv für Naturgesch. 1849. I. S. 287.
[4]) *Frey* und *Leuckart*, Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere, S. 96.
[5]) *Schultze*, a. a. O. S. 304.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine jede Begründung [1]). Wir finden eine ungeschlechtliche Vermehrung unter Umständen, wo von einem Generationswechsel nicht die Rede sein kann, während dieser beständig die erstere voraussetzt und nur durch Vermittlung derselben zu Stande kommt. Es ist nur ein Schritt weiter in der Erkenntniss der betreffenden Vorgänge, wenn der Nachweis gelingt, dass die ungeschlechtliche Vermehrung nicht etwa bloss das Mittel zum Generationswechsel sei, sondern den wesentlichen Inhalt desselben ausmache, dass die Eigenthümlichkeit des Generationswechsels nur aus den äussern Umständen resultiren, unter welchen die ungeschlechtliche Vermehrung dabei auftritt.

Die Eigenthümlichkeit des Generationswechsels besteht nun vornämlich darin, dass die junge Knospe, das Product der ungeschlechtlichen Vermehrung, anstatt dem Mutterthiere gleich zu werden, eine andere mehr oder minder vielleicht abweichende Gestalt und Organisation annimmt. Allerdings ist dieser Umstand auffallend und überraschend, im Grunde aber doch wohl nicht auffallender und überraschender, als wenn wir wahrnehmen, dass aus dem befruchteten Keime anstatt des Mutterthieres eine abweichend gestaltete Larve hervorkommt. Wenn uns das letztere natürlicher dünkt, so kommt das nur daher, dass dieser Vorgang als ein gewöhnlicher schon seit lange bekannt ist, dass er tagtäglich vor unsern Augen geschieht. Nur das Ungewohnte, Unerwartete in der Erscheinung des Generationswechsels hat diesem das Gepräge eines wundersamen Geheimnisses aufgedrückt.

Wir haben uns nun davon überzeugt, dass eine unzureichende Ausstattung des Keimes die Nothwendigkeit der Larvenform involvire. Wenn wir nun jetzt bei dem Generationswechsel wahrnehmen, dass

[1]) Offenbar hat sich *Steenstrup* bei dieser Behauptung weniger von jener aphoristisch mitgetheilten (vielleicht noch zweifelhaften) Beobachtung von *Quatrefages* bei *Syllis* (Ann. des sc. nat. 1844. T. I. p. 22) leiten lassen, als von den merkwürdigen Entwickelungsvorgängen bei den Aphides (*Steenstrup*, über den Generationswechsel, S. 121), denen sich auch die Wasserflohe anschliessen. Bei diesen ist allerdings die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung über verschiedene Generationen zertheilt. Nur im Herbst finden sich geschlechtliche Individuen, aus deren befruchteten Keimen im Frühjahr geschlechtslose Individuen in verschiedenen Generationen hervorgehen. Aber gerade dieses constante und ausschliessliche Auftreten der geschlechtsreifen Formen in gewisser Jahreszeit drängt uns zu der Vermuthung, dass nur in ihr die Bedingungen der Geschlechtsreife vorhanden seien. Zu jeder andern Zeit, wo diese fehlen (wir werden sie vielleicht am natürlichsten in bestimmten äussern Verhältnissen zu suchen haben), bleiben die Individuen geschlechtslos. Bei der geringen Lebensdauer dieser Thiere aber werden diese Geschöpfe ohne Beihülfe der ungeschlechtlichen Vermehrung sich nicht erhalten können, bis die Bedingungen der Geschlechtsreife wiederkehren Und deshalb jene merkwürdige Erscheinung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die von den Larven (auf ungeschlechtlichem Wege) producirten Keime keine neue Larve, sondern sogleich die spätere Bildungsstufe derselben zur Entwicklung bringen, so werden wir wohl annehmen müssen, dass diesen Keimen ein reichlicheres Material zu Gebote stehe [1]).

Und diese Vermuthung bekommt wohl eine hinreichende Stütze, sobald wir berücksichtigen, dass die Verbindung der Keime mit dem Mutterthier der jungen Nachkommenschaft eine beständige Nahrungszufuhr sichert, während jenes wiederum in seiner Organisation ein Mittel besitzt, durch neue Nahrungsaufnahme den etwaigen Verlust zu ersetzen. Wäre dem nicht so, dann würden gewiss auch die ungeschlechtlichen Sprösslinge bei denjenigen Thieren, die früher eine freie Metamorphose durchliefen, gleich ihren Mutterthieren das Beispiel eines Larvenlebens uns vorführen.

In dieser reichlichern Ernährung der ungeschlechtlich producirten Keime finden wir also die physiologische Erklärung jener auffallenden Eigenthümlichkeit des Generationswechsels.

Wir können auch die Zweckmässigkeit desselben nicht verkennen, sobald wir nur einmal das Gegentheil uns vorstellen, also annehmen, dass die zweite Generation bei diesem Vorgang der ungeschlechtlichen Vermehrung der vorausgehenden ganz gleich gestaltet sei und erst nach einer zeitweiligen Existenz durch weitere Metamorphose die vollendete Gestalt annehme. Dabei würde dann eben so wohl der Zeitpunkt der vollständigen Entwicklung weiter hinausgerückt werden, als auch die spätere Umgestaltung selbst noch einen besondern Aufwand an Material in Anspruch nehmen. Und Zeit, wie Material wird jedenfalls gespart, wenn der Keim sogleich von Anfang an in ein neues Stadium des Lebens überführt, wenn die Elemente desselben sich nicht erst nach Art der frühern Larve, sondern sogleich nach Art einer weitern und höhern Entwicklungsform zusammengruppiren.

[1]) Man wird hier vielleicht die Frage aufwerfen, wie es möglich sei, dass eine Larve ihre Keime mit einem so reichlichen Materiale ausstatte, während sie selbst noch als Larve lebe, also die Kosten der weitern Metamorphose noch nicht bestreiten könne? Die Antwort auf diese Frage liegt wohl darin, dass die Keime an Grösse sehr weit hinter dem Mutterthier zurückstehen, zu ihrer vollständigen Entwickelung also auch ein geringeres Material bedürfen, als ihre Mutterthiere. Die ungeschlechtliche Vermehrung wird überdiess wohl schon so frühzeitig beginnen, dass die betreffenden Larven vorher noch nicht Gelegenheit hatten, das für ihre etwaige fernere Metamorphose nothwendige Material herbeizuschaffen. Sind die jungen Sprösslinge aber einmal vorhanden, so entziehen sie ihren Mutterthieren so viele Nahrung, dass diesen auch dann eine weitere Umwandlung unmöglich ist. Wo die einmalige Production solcher Brut das Leben der Larve nicht beendigt (wie bei den Trematodenammen u. a.), da werden solche Bruten vielleicht in mehrfacher Folge sich ablösen, bis die Larven in anderer Weise zu Grunde gehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was ich hier eben ausgeführt habe, schliesst nun aber keineswegs die Möglichkeit aus, dass die neuen Sprösslinge Form und Bau der frühern Larven wiederholen. Es wird dieses im Gegentheil nach unserer Ansicht überall da geschehen müssen, wo den jungen Keimen aus irgend einem Grunde ein genügendes Material zum Aufbau des Körpers abgeht.

So zeigen uns z. B. die sogenannten Hydroiden (und Siphonostomen), die wir jetzt als ammende Larven von Akalephen kennen gelernt haben, fast ganz constant ein Beispiel solcher doppelten Vermehrungsweise. Ihre Knospen werden bald zu ausgebildeten Knollen, bald wiederum zu Larven. Aber hierbei scheint uns der Umstand bedeutungsvoll, dass diese beiderlei Knospen nicht bloss zu verschiedenen Lebenszeiten, sondern auch an verschiedenen Körperstellen producirt werden. Die letztern gehen in der Regel den erstern voraus und entstehen am sogenannten Stiele, während die übrigen in der Nähe der Mundöffnung, auf der Mundscheibe [1]) oder doch am sogenannten Kopfe des polypenförmigen Leibes hervorkommen [2]). Offenbar weisen uns diese Umstände darauf hin, dass verschiedene Bedingungen bei der weitern Entwicklung dieser Knospen ins Spiel kommen, Verschiedenheiten, die wir ohne Bedenken in unserm Sinne deuten möchten.

Auch bei den Trematodenammen, den sogenannten Brutschläuchen, beobachtet man bisweilen, dass die im Innern des Körpers eingeschlossenen Knospen zu einer neuen Larvengeneration sich entwickeln, anstatt zu den ausgebildeten Würmern — die im Anfang, so lange sie frei umherschwimmen, bekanntlich einen Schwanz besitzen — zu werden. Aber auch hier sind bestimmte äussere Umstände als bedingende Momente nachzuweisen. Nur im Winter konnte *Steenstrup* [3]) dieses Phänomen beobachten und auch dann nur bei den in jüngern (kleinern) Schnecken schmarotzenden Ammen, unter Umständen also, die auf eine minder reiche Ernährung der Ammen und deren Keime zurückschliessen lassen. Wir wissen übrigens jetzt, dass diese Zwischengenerationen sehr wenig wesentlich sind, wie man auch daraus abnehmen mag, dass mitunter beiderlei Formen, Ammen und Würmer, in demselben [4]) Mutterthiere angetroffen werden.

Es hat nun aber auch den Anschein, als ob diese Ammen durch

[1]) Vergl. *Desor*, Ann. des sc. nat. 1849. Oct. p. 204, dessen Angaben die frühere Darstellung von *Sars* (Arch. f. Naturgesch. 1841. I. S. 1) in einiger Beziehung berichtigen.

[2]) Eine auffallende Ausnahme macht hier Perigonimus muscoides, bei dem die Akalephenknospen gewöhnlich am Stamme hervorkommen. Vergl. *Sars*, Fauna littoralis Norvegiae. I. p. 9.

[3]) A. a. O. S. 72.

[4]) *Carus*, zur nähern Kenntniss des Generationswechsels, S. 12.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine ungeschlechtliche Vermehrung aus einem andern Thiere, der primitiven Larvenform der Trematoden, den Ursprung nehmen [1]). Allein schon *Steenstrup* hat darauf hingewiesen, wie man diesen Vorgang möglicher Weise auch als einfache Metamorphose mit gleichzeitiger Häutung auffassen könne. Es entsteht ja bekanntlich immer nur eine solche Amme im Innern eines infusorienartigen Thieres. Ist dieser Vorgang aber auch wirklich eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, so widerspricht derselbe dennoch keineswegs der oben ausgesprochenen Ansicht. Die infusorienartige Larve, die aus dem Trematodenei hervorkommt und frei im Wasser umherschwimmt, entbehrt der Mundöffnung, wird den neuen Keim also bloss aus dem im Innern schon bei der Geburt vorhandenen Nahrungsstoffe erzeugen können. Und dass auf solche Weise wieder eine neue Larve entstehe, nicht der ausgebildete Wurm, ist mit unserer Deduction in vollster Uebereinstimmung. Wir sehen darin keinen Grund gegen unsere Ansicht, dass die Ausbildung (der Entwicklungsgrad) der neuen Sprösslinge überall von den bei der Entwicklung concurrirenden Umständen bestimmt werde.

Zum Schluss möchte ich hier noch mit einigen Worten auf die sonderbare Entwicklungsweise der Seesterne und Seeigel hindeuten, die uns erst neuerdings durch die unausgesetzten und mühevollen Untersuchungen eines unserer grössesten Zoologen enthüllt ist. Es könnte zweifelhaft erscheinen, ob man sie der einfachen freien Metamorphose oder dem sogenannten Generationswechsel anreihen sollte, und wirklich ist sie bald auf die eine, bald auf die andere Weise gedeutet worden. *Müller* selbst entscheidet sich dahin, dass die Metamorphose derselben „der Larvenzeugung oder der geschlechtslosen Knospenzeugung beim Generationswechsel verwandt sei“ [2]).

Wenn wir nun aber berücksichtigen, dass bei der Metamorphose dieser Geschöpfe keine Vermehrung in der Zahl der Individuen eintritt, dass also das wichtigste teleologische Moment der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dabei ausser Spiel bleibt, so werden wir sie wohl schwerlich als einen Generationswechsel betrachten dürfen. Allerdings ist es auffallend, dass nur so äusserst wenige Organe (fast nur Magen und Darm) in die neue Entwicklungsform aus der Larve mit hinübergenommen werden, aber die Zahl der bei der freien Metamorphose verloren gehenden Larvenorgane ist ja überhaupt in den einzelnen Thieren ausserordentlich wechselnd.

Die Theile der Seesternlarve, die bei der spätern Metamorphose nun aber verloren gehen, haben nur für das Larvenleben, nur für eine

[1] Vergl. *v. Siebold* im Archiv für Naturgesch. I. S. 75, und *Steenstrup* a. a. O. S. 75.

[2] Ueber die Larven und Metamorphose der Echinodermen. II. S. 33.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bestimmte Organisation Bedeutung. Der spätere Seestern, der eine abweichende Lebensweise führt, bedarf auch seiner eignen Organe.

Mit der geringen Zahl der für ihn brauchbaren Larvenorgane hängt es auch offenbar zusammen, dass das junge Echinoderm im Anfang als ein sehr kleines, gewissermaassen als eine Knospe mit der Fähigkeit der weitern Entwicklung, im Leibe der Larve angelegt wird und daselbst verharrt, bis es ein selbstständiges Leben führen kann.

Dass die Entwicklung der genannten Echinodermen uns wirklich nur eine sehr sonderbare Form der freien Metamorphose vorführt, scheinen mir auch die weitern Untersuchungen desselben Forschers über die Metamorphose der Holothurien zu beweisen. Bei diesen geht freilich ein viel grösserer Theil des Larvenkörpers in das spätere Entwicklungsstadium über, aber immer werden noch bedeutend viel mehr Organe, als wohl in andern derartigen Fällen, durch die Metamorphose unnütz. Ausser den locomotiven Apparaten der Larve gehen auch Mundöffnung und Schlund derselben verloren. Die entsprechenden Gebilde der erwachsenen Holothurie sind durch Neubildung entstanden.

Giessen, im Januar 1851.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1851-1852

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Leuckart Rudolf Karl Georg Friedrich

Artikel/Article: Ueber Metamorphose, ungeschlechtliche Vermehrung, Generationswechsel. 170-188