2. Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der Oniscoidea.

(28. Isopoden-Aufsatz.)

Von Dr. Karl W. Verhoeff in Pasing.

Eingeg. 17. Oktober 1918.

I. Die Larvenstufen.

Die Fragen, welche Entwicklungsstufen der Oniscoideen als Larven zu betrachten und wie viele solcher Stadien zu unterscheiden ind, haben bisher noch keine befriedigende Antwort gefunden. Aus der Literatur konnte ich nicht einmal eine genügende Aufklärung darüber erhalten, wann die Larvenperiode ihren Anfang nimmt. In einer ausführlicheren Arbeit, in welcher die hier besprochenen Verhältnisse genauer auseinandergesetzt werden (Archiv für Naturgesch. 1919/20) bin ich auf die Urteile andrer Autoren näher eingegangen, so daß ich deren Äußerungen hier meistens nicht anzuführen brauche. Die Frage nach der Definition der Larven hängt aufs engste zusammen mit der Frage nach dem Inhalt des Brutsackes oder Marsupiums. Das Ende der Marsupialzeit fällt durchaus nicht, wie einige Autoren glauben, mit dem Ende des Embryonallebens zusammen, sondern die Larven befinden sich vielmehr noch so lange im Brutraum, daß die Marsupialperiode in zwei Abschnitte zerfällt, einen embryonalen und einen larvalen.

Als Larven haben wir aber diejenigen Entwicklungsformen der Oniscoideen zu betrachten, deren Leben sich abspielt zwischen dem Abwerfen der Embryonalhaut (ein Vorgang, welcher also lange vor dem Ende der Marsupialzeit erfolgt) und der vollständigen Ausbildung der Hauptbestandteile des 7. Beinpaares und der 1. Pleopoden, d. h. bis diese beiden Gliedmaßenpaare zu aktiven Organen geworden sind.

Meine Untersuchungen zur Erzielung einer zuverlässigen Charakteristik der Larvenstufen erstreckten sich über viele Hunderte von Individuen aus den Gattungen *Porcellio*, *Tracheoniscus*, *Porcellium*, *Cylisticus*, *Armadillidium*, *Armadillo* und *Oniscus* und ergaben eine überraschende Übereinstimmung hinsichtlich des Verhaltens der im folgenden angeführten Charaktere. Zugleich stimmen alle diese Gattungen und wahrscheinlich sämtliche Oniscoideen im Besitze von drei Larvenstufen überein. Selbstverständlich wird jede derselben durch eine Häutung eingeleitet und abgeschlossen. Die folgende Übersicht ermöglicht es nunmehr, jede Larve der genannten Gattungen hinsichtlich ihrer Entwicklungsstufen zuverlässig zu bestimmen

und damit auch eine annähernde Beurteilung ihres Alters zu gewinnen.

I. Primärlarven: 1. Glied der Antennengeißel viel länger als das 2., Seitenlappen des Kopfes kaum angedeutet, Pleonepimeren noch wenig entwickelt, stark angedrückt, die des 5. Segmentes hinter dem Uropodenpropodit-Hinterrand zurückbleibend.

II. Sekundärlarven: 1. Glied der Antennengeißel viel kürzer als das 2., Seitenlappen des Kopfes gut ausgebildet, Pleonepimeren kräftig entwickelt und daher nach den Seiten ausgebreitet, ähnlich wie bei den Entwickelten, die des 5. Segmentes überragen den Hinterrand der Uropodenpropodite.

Pigmentierung des Körpers noch spärlich. 7. Pereiontergit völlig ohne Epimeren.

III. Tertiärlarven: Wie die II., aber das 7. Pereiontergit mit Epimeren, welche jedoch bedeutend kleiner bleiben als die des 6. und daher wenig größer sind als die Pleonepimeren. Das 7. Beinpaar ist in allmählicher Ausbildung begriffen, seine Anlagen sind gegeneinander eingeschlagen. Pigmentierung des Körpers bedeutend reichlicher als bei I und II.

Pigmentierung des Körpers reichlicher. 7. Pereiontergit mit Epimeren.

1. Pleopoden bei I fehlend, bei II und III in Bildung begriffen.

1. Immaturus: Das 7. Pereionsegment ist im wesentlichen ausgebildet, namentlich haben die 7. Epimeren ungefähr ihre endgültige Größe erreicht, sind daher bedeutend größer als die Pleonepimeren. Das 7. Beinpaar ist ausgebildet und tätig.

1. Pleopoden entwickelt.

II. Dauer der Brutperiode und der Larvenstufen.

Man konnte von vornherein erwarten, daß Brutperiode und Larvenstufen in ihrer Dauer von der jeweiligen Witterung abhängig sein würden. Meine Beobachtungen haben dies aber nicht nur bestätigt, sondern es zeigte sich auch, daß die Schwankungen in der Zeit bei einer bestimmten Form, namentlich bei *Porcellio scaber*, größer sein können als die zeitlichen Unterschiede verschiedener Arten oder Gattungen.

Für den Verlauf der Entwicklung von der ersten nachweisbaren Schwellung des Marsupiums bis zur Ausbildung der 1. Immaturi gebe ich folgende Beispiele:

1) *P. scaber* vom 7. V. bis 26. VI. in 49 Tagen,
2) » » » 18. II. » 1. V. » 72 »

3)	*P. scaber*	vom 18. II.	bis 2. VI.	in 102	Tagen,
4)	» *pictus*	» 15. IV.	» 22. VI.	» 68	»
5)	*Tracheoniscus ratzeburgii*	vom 11. V.	bis 26. VI.	in 46	Tagen,
6)	*Oniscus murarius*	» 16. IV.	» 20. VI.	» 65	»
7)	» »	» 15. VI.	» 13. VIII.	» 58	»

Nach diesen bestimmten Beispielen dauerte der Aufenthalt der Brut im Marsupium 20 bis 51 Tage, eine Zeit, welche, wie gesagt, sich in einen 1. embryonalen und einen 2. larvalen Abschnitt teilt.

Bei dem *scaber*-♀ Nr. 3, welches mit 102 Tagen das bisher beobachtete Maximum darstellt, verteilt sich die ganze marsupial-larvale Periode also:

M.	1) embryonale Marsupialzeit	35 Tage,	
	2) larvale »	16 »	I. Larven,
	3) freie Lebensperiode der I. Larven	5 »	
	4) Dauer des II. Larvenstadiums	23 »	
	5) » » III. »	23 »	

Wenn auch eine 16tägige larvale Marsupialperiode nur einmal von mir beobachtet wurde, so beträgt sie doch $^1/_4$—$^1/_3$ der ganzen Marsupialzeit, bei *O. murarius* z. B. mindestens 6 Tage.

Das kurze Freileben der I. Larven hängt damit zusammen, daß sie von außen noch keine Nahrung aufnehmen, sondern von den übrigen Dottervorräten sich ernähren.

III. Die physiologische Bedeutung des Marsupiums.

Der Brutsack oder das Marsupium unsrer Landasseln wird bekanntlich durch 5 Paar Brutplatten oder Ovostegite hergestellt, welche innen neben der Basis des 1.—5. Beinpaares entspringen und mit ihren Rändern einander sowohl vorn als auch innen überdecken. Die Eier gelangen durch einen Querspalt zwischen dem 5. und 6. Sternit in diesen abgeschlossenen Raum, in welchem von seiner zarten Deckenhaut am 2., 3., 4. und 5. Segment als Ausstülpungen derselben dicke, aber zapfenartig gegen das Ende stark verjüngte, weiche Kegel herabhängen, die sogenannten Cotyledonen.

Die Autoren sind bisher allgemein der Ansicht gewesen, daß die Asselbrut im Marsupium vermittels dieser Cotyledonen ernährt würde, wobei also die Wandung derselben eine diffundierende Membran darstellen würde, welche aus der Leibesflüssigkeit ernährende Bestandteile übertreten läßt in die im Brutsack enthaltene Flüssigkeit. So spricht z. B. Gerstäcker (Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Isopoda S. 140) davon, daß die Embryonen des

O. murarius »im Innern des mütterlichen Brutraumes von einer eiweißartigen Flüssigkeit umhüllt werden«.

Die Verfolgung der Frage nach der Herkunft der bisher ganz rätselhaften, die Embryonen und später auch Larven umspülenden marsupialen Flüssigkeit, führte mich zurück zu dem Wasserleitungssystem der Landasseln, über dessen Bedeutung ich bereits in Nr. 3 des Biologischen Centralblattes, März 1917 vorläufige Mitteilungen gemacht habe. Die interbasalen Längsrinnen und stäbchenführenden Fluren, welche als Teile eines capillaren Wasserleitungssystems die Ableitung überflüssigen Wassers vermitteln, dienen umgekehrt den brutführenden Weibchen dazu, die für den Brutsack erforderliche Flüssigkeit heranzuführen.

Daß durch die Geburtsspalte zwischen dem 5. und 6. Sternit mit den Eiern zugleich nur wenig Flüssigkeit abgeschieden wird, beweist schon der Umstand, daß das Marsupium im Anfang so flach ist, daß man zweifelhaft sein kann, ob überhaupt ein solches gegeben ist. Sobald aber die Eier herausgepreßt worden sind, kann aus dieser Spalte keine Flüssigkeit mehr abgegeben werden. Da nun die Cotyledonen höchstens einen Ausgleich zwischen ihrem Inhalt und der marsupialen Flüssigkeit veranlassen können, nicht aber die letztere vermehren, so bleibt hierfür nur eine äußere Quelle übrig, als welche sich das Wasserleitungssystem ergeben hat.

An zahlreichen brutführenden Asselweibchen konnte ich nämlich feststellen, daß nicht nur das Innere der Brutsäcke von einer marsupialen Flüssigkeit erfüllt ist, sondern daß es außerdem noch eine circummarsupiale Flüssigkeit gibt, welche bei manchen Brutweibchen so reichlich entwickelt ist, daß sie die Beingelenke umfließt und zwischen den Kieferfüßen und den vordersten Ovostegiten einen glänzenden, feuchten Streifen erzeugt. Diese Weibchen lassen uns durch ihre mehr als notwendige Flüssigkeitsmenge unmittelbar den Zusammenhang zwischen dem capillaren Leitungssystem und dem Brutsack erkennen.

Da nun meine Versuchsobjekte weder mit Wasser in Berührung kamen, noch besonders feuchte Nahrung erhielten, so kann die circummarsupiale Flüssigkeit kein von außen aufgenommenes reines Wasser sein, sondern stellt ein Erzeugnis des weiblichen Asselkörpers dar.

Der Inhalt des capillaren Leitungssystems, die marsupiale und circummarsupiale Flüssigkeit bilden alle zusammen ein und dasselbe Medium, welches im Brutsack erst sekundär eine gewisse Veränderung erfährt.

Nachdem ich a. a. O. S. 123 schon die Kräfte besprochen habe, welche bei der Wasserleitung der Asseln in Betracht kamen, kann ich mich jetzt auf die Feststellung beschränken, daß (von der Schwerkraft abgesehen) dieselben Kräfte auch wieder wirksam werden, um die im Marsupium verbrauchte Flüssigkeit zu ergänzen. Durch Adhäsion wird also die Flüssigkeit festgehalten, und durch die Muskelkraft der Pleopoden und Uropoden wird sie nach vorn getrieben, während die rectalen Muskeln den Zustrom von Flüssigkeit aus dem Rectum regulieren.

Die Leitungsflüssigkeit ist aber bei den brutführenden Weibchen oft so reichlich vorhanden, daß sie nur unter Inanspruchnahme des größten Flüssigkeitsbehälters des Körpers, nämlich des Darmkanals, verstanden werden kann, und in dem Sinne müssen auch die zeitweise rhythmisch auftretenden Bewegungen der Rectalmuskulatur aufgefaßt werden. Dieses Darmwasser erfährt dann durch die Pleopodendrüsen eine Verdickung, auch ist zu vermuten, daß deren Secret eine antiseptische Bedeutung zukommt. Wir haben gesehen, daß das Leitungsmedium eine Atmungsflüssigkeit für die Pleopoden darstellt. Wird nun durch den Druck der Pleopoden diese Flüssigkeit als circummarsupiale weiter an den Brutsack getrieben, so ist die Folgerung unabweisbar, daß sie als marsupiale ebenfalls eine Atmungsflüssigkeit darstellt.

Die biologische Bedeutung des Marsupiums liegt natürlich zunächst darin, daß es die Brut mechanisch schützt. Wäre das jedoch sein ganzer Nutzen, so hätte die Brut viel zweckmäßiger in der Leibeshöhle verbleiben können. Es müssen also durch den Brutsack noch andre Vorteile gegeben werden, und diese erblicke ich darin, daß

1) das Marsupium viel ausdehnungsfähiger ist als die Leibeshöhle und daher eine viel zahlreichere Brut beherbergen kann,

2) in diesem äußeren Behälter die Atmungsflüssigkeit nicht nur dem mütterlichen Organismus, sondern auch der Brut zugute kommt und

3) die letztere, trotz ihrer Absetzung nach außen, sich dennoch andauernd in einem Raum befindet, innerhalb welches sie vor zu starker Verdunstung und damit vor Austrocknung geschützt wird. Dagegen kann

4) eine Ernährung der Brut durch das Marsupium, wenigstens nach meinen Beobachtungen und Versuchen, nur in ganz untergeordneter Weise in Betracht kommen.

In meinem 20. Iposoden-Aufsatz (Biolog. Centralblatt Nr. 3, 1917) war bereits die Rede von den verschiedenen Bewegungen der Pleo-

poden in der Luft und im Wasser, insbesondere habe ich nachgewiesen, daß ein regelrechtes Fächeln der Pleopoden auch in der Luft stattfinden kann, wenn ihnen auf irgendeinem Wege mehr Flüssigkeit zugeführt wird, als sie gewöhnlich bergen. Bei den brutführenden Weibchen habe ich noch eine andre Art von Pleopodenbewegungen feststellen können, die sich vom Fächeln der Pleopoden durch die geringe Exkursion der Exopodite unterscheidet. Dieses verschiedenartige Ausschlagen der Exopodite, nämlich weite Exkursionen im Wasser und nur sehr kurze Bewegungen in der Luft (bei normalem Flüssigkeitsgehalt im letzteren Falle), erklärt sich daraus, daß die nach außen von Luft umgebenen, innen aber von Flüssigkeit bedeckten Exopodite in der Adhäsionskraft der in einem engen Capillarsystem sich bewegenden Flüssigkeit einen gewaltigen Widerstand finden. Dieser scheinbare Nachteil ermöglicht jedoch den Pleopoden auf die Atmungsflüssigkeit, bei gleichzeitiger Sperrung des Afters, so zu drücken, daß sie eine Pumpe darstellen, welche das Medium der Leitungsbahnen durch diese an das Marsupium befördert, ein Vorgang, welchen ich übrigens unter dem Präpariermikroskop unmittelbar habe beobachten können.

Hungernde Brutweibchen: Für die Beurteilung der Frage, ob der marsupialen Flüssigkeit eine nutritive Bedeutung beikomme oder nicht, ist das Verhalten der mütterlichen, brutführenden Asseln Nahrungsstoffen gegenüber von ausschlaggebender Bedeutung. Man sollte von vornherein annehmen, zumal die Brut aus der Leibeshöhle in den Brutsack verlegt worden ist, daß nun im Innern des Körpers genug Raum gegeben sei, um reichlich Nahrung aufzunehmen und diese dann indirekt der Brut wieder zugute kommen zu lassen.

In Wirklichkeit aber zeigen die brutführenden Asseln hinsichtlich der Nahrung eine erstaunliche Enthaltsamkeit, wie sich einerseits daraus ergibt, daß ihr Darmkanal wenig oder gar keine Nahrungsstoffe enthält, anderseits fast niemals eine Zehrung an den ihnen gebotenen Nahrungsteilchen beobachtet werden konnte. Außerdem pflegen sich die Brutweibchen besonders verborgen zu halten.

Um den direkten Beweis zu erbringen, daß eine Entwicklung der Brut ohne Nahrungsaufnahme stattfinden kann, isolierte ich mehrere Weibchen von *P. scaber* in einer Glaskapsel, welche weder Nahrung enthielt, noch irgendwelche genießbare Objekte, vielmehr ausschließlich feinen feuchten Sand. Beim Beginn der Versuche (26. III.) standen die Weibchen entweder dicht vor der Häutung, welche den Beginn der Marsupialperiode bezeichnet, oder sie waren kurz vorher in dieselbe eingetreten.

Da am 6. Mai die Larven eines der *scaber*-Weibchen von 11 mm

Länge den Brutraum verließen und eine durchaus gesunde und normale Beschaffenheit zeigten, hat dieses Muttertier seine Brut nicht nur zur regelrechten Entwicklung gebracht, ohne innerhalb einer 42tägigen Brutperiode irgendeine Nahrung aufzunehmen, sondern es zeigt auch durchaus keine erkennbare Erschöpfung seiner Kräfte.

Ein andres *scaber*-Weibchen von $15^1/_2$ mm Länge besaß am 42. Tage der Isolierung ohne Nahrung ebenfalls ein hoch aufgetriebenes Marsupium, aber dieses enthielt erst ältere Embryonen. Bis zum 23. V. ging es jedoch einschließlich der Brut zugrunde.

Die zur normalen Entwicklung gekommenen Larven verschwanden sämtlich nach wenigen Tagen, da sie offenbar von den hungernden Mutterasseln verzehrt wurden. Diese hinsichtlich der langen, vorhergegangenen Hungerperiode kümmerliche Nahrung genügte aber, um bei einem der isolierten Weibchen am 30. V. bereits das Marsupium der II. Brut auftreten zu lassen.

Es wurde also bewiesen, daß *P. scaber* zwar ohne Nahrungsaufnahme eine Brut zur normalen Entwicklung bringen kann, aber das Verhalten andrer Weibchen, welche teils zugrunde gingen, teils nur einen Teil ihrer Brut zur Entwicklung brachten, zeigt doch entschieden, daß die mütterlichen Körperkräfte bei der Isolierung ohne Nahrung aufs höchste angestrengt werden. Daraus resultiert dann der Brutkannibalismus, den ich unter normalen Verhältnissen, d. h. bei Darbietung von pflanzlicher oder tierischer Nahrung, nicht beobachtet habe.

Aus den verschiedenen erörterten, in meiner ausführlicheren Arbeit eingehender besprochenen Verhältnissen ziehe ich den Schluß, daß eine wenn auch geringe Nahrungsaufnahme während der Brutperiode dennoch notwendig ist, um Brutweibchen und Brut gesund zu erhalten.

Daß aber überhaupt eine normale Brutentwicklung ohne Nahrungsaufnahme des Muttertieres, selbst bei einer Dauer von mehr als $1^1/_3$ Monat, möglich ist, spricht ganz entschieden für meine Ansicht, daß eine Nahrungszufuhr vom mütterlichen Körper zur Brut höchstens in untergeordnetem Maße stattfindet. Würde dagegen eine reichliche derartige Nahrungszufuhr (etwa im Sinne der Säugetiere) stattfinden, so müßte das Muttertier, ohne Nahrung gelassen, während der Brutperiode notwendig zugrunde gehen, spätestens aber gegen das Ende derselben.

Man könnte nun einwenden, daß eine Ernährung der Brut im Marsupium schon deshalb eine physikalische Notwendigkeit sei, weil durch die Wand der Cotyledonen eiweißhaltige Flüssigkeit in die

marsupiale diffundiere. Zweifellos findet eine derartige Diffusion statt, doch dürfte sie schon deshalb geringfügig sein, weil der Inhalt der Cotyledonen durch den Blutkreislauf fortwährend geändert wird, ebenso in den Kanälen der Ovostegite, während die marsupiale Flüssigkeit vielmehr zu stagnieren scheint. Es ist aber zu berücksichtigen, daß durch die besprochenen Atembewegungen der Pleopoden die Atemflüssigkeit bzw. circummarsupiale zum Marsupium und damit zur marsupialen Flüssigkeit wenigstens zeitweise hingetrieben und wieder abgesaugt wird. Hierdurch wird aber nicht nur ein dauerndes Stagnieren der marsupialen Flüssigkeit verhindert, sondern ein gewisser Kreislauf der Säfte des mütterlichen Körpers auch durch das capillare Leitungssystem wenigstens zeitweise hervorgerufen. Wenn also auch etwas eiweißhaltige Flüssigkeit durch die Cotyledonen diffundiert, so gelangt sie durch das capillare Leitungssystem und die anale Aufsaugung doch wieder in den Darmkanal teilweise zurück, und die Embryonen werden schon mit Rücksicht auf ihre festen Häute nicht viel Nahrung aufnehmen können, noch weniger die derbhäutigeren Marsupiallarven. Die Verdünnung der marsupialen Flüssigkeit durch das Atmungswasser macht sie ebenfalls wenig geeignet zur Übertragung eiweißhaltiger Säfte an die Brut.

Sehr häufig kommt es vor, daß wenige Embryonen, seltener daß ein beträchtlicher Teil derselben nicht zur Entwicklung gelangt, sondern in einem frühen Stadium degeneriert. Vermutlich bewirkt die marsupiale Flüssigkeit eine Extraktion dieser absterbenden Keime und damit einen Schutz gegen einen schädigenden Einfluß derselben.

Die schützende und namentlich antiseptische Bedeutung der marsupialen Flüssigkeit ergibt sich schon aus dem Umstande, daß brutführende Weibchen, obwohl sie bei der Zartheit aller das Marsupium umgebenden Wände mechanischen und parasitischen Schädigungen viel mehr ausgesetzt sind, als brutlose Asseln, dennoch nur selten mit oder ohne Brut zugrunde gehen. Auch zahlreiche Brutweibchen, deren Ovostegite ich teilweise emporhob und dabei wiederholt absichtlich ein Pinzettenende benutzte, welches vorher mit den verschiedensten Gegenständen in Berührung gekommen war, wurden hierdurch nicht geschädigt.

Nur in einem meiner Beobachtungsgläser, welches mehrere erwachsene *O. murarius* enthielt, wurden zwei brutführende Weibchen von einer Pilzkrankheit befallen, während die gleichzeitig anwesenden Männchen davon verschont blieben. Diese Krankheit erzeugte einen feinen Überzug von grauweißen wuchernden Fäden, und zwar

sowohl am Brutsack, als auch an den Tergiten. Bei beiden Weibchen wurde die Brut vernichtet. Während aber das eine der Muttertiere der Krankheit auch selbst zum Opfer fiel, machte das andre eine Häutung durch, nach welcher es die Ovostegite abgeworfen hatte und wieder in seinen Normalzustand zurückgekehrt war. Gleichzeitig ergab sich, daß mit dem Aufgeben des gefährlichen marsupialen Zustandes auch die Krankheit überwunden war, denn es ließ sich von dem grauweißen Belag nichts mehr erkennen.

Wir haben jetzt noch einige andre Erscheinungen zu besprechen, welche für die Beurteilung der marsupialen Periode von Bedeutung sind.

Hygroskopische Organe: Wenn Asselweibchen in einer lediglich mit leicht angefeuchtetem Sande am Boden belegten Glaskapsel, auch wenn ihnen wochenlang jede Nahrung entzogen wird und außerdem zur Aufnahme von Wassertröpfchen keine Gelegenheit geboten wird, trotzdem nicht nur ihr Marsupium zu gewaltiger Auftreibung bringen, sondern auch noch circummarsupiale Flüssigkeit ansammeln, so müssen diese Tiere imstande sein, den Wasserdampf aus der Luft anzuziehen, wenn er bei zeitweiser Erwärmung derselben in ihr besonders reichlich enthalten ist. Als hygroskopische Organe, welche eine solche Aufsaugung von Wasser ermöglichen, kommen aber außer den Spalten des Capillarsystems die von mir beschriebenen interbasalen, haar- und stäbchenreichen Fluren in Betracht, ebenso die behaarten Uropodenendopodite, deren Spitzen schon unmittelbar Feuchtigkeit ansaugen können.

Anschwellung des Marsupiums: Die Eier oder Embryonen gelangen von vornherein durchaus nicht in ihrer endgültigen Größe in den Brutsack, sondern erfahren in demselben nach und nach eine so beträchtliche Volumenvergrößerung, daß sich schon hieraus die Ansicht der Autoren leicht erklären läßt, wonach die Brut durch die Cotyledonen eine bedeutende Ernährung erfahren soll.

Das Wachstum der Brut macht sich am einfachsten durch die allgemeine Beschaffenheit des Marsupiums bemerklich, d. h. anfangs ist dasselbe so niedrig, daß man zweifelhaft sein kann, ob überhaupt Brut vorhanden ist. Allmählich aber wölbt es sich immer mehr nach unten heraus, so daß es schon im Profil des Tieres bemerklich wird und einen »Hängebauch« erzeugt, der übrigens auch bei seiner stärksten Auftreibung immer entschieden vom Untergrund entfernt bleibt.

Von dieser verschiedenen Größe des Marsupiums abgesehen, welche auch eine größere oder geringere Überdachung der Ovostegite mit sich bringt, kann man mit der Lupe auch insofern drei sehr

verschiedene Zustände feststellen, als im Anfang die Eier oder Embryonen von außen nicht erkennbar sind, später aber als dottergelbe Körper durch die Brutlamellen stark hindurchscheinen, während sich zuletzt die Larven schon durch ihre viel stärker ausgeprägte Segmentation bemerklich machen.

Die starke Auftreibung des Brutsackes erfolgt nicht plötzlich, etwa durch das Ausschlüpfen der Marsupiallarven aus ihren Hüllen, sondern ganz allmählich schon während der Embryonalentwicklung.

Wie notwendig aber diese Auftreibung ist, ergibt sich schon daraus, daß z. B. bei *P. scaber* Embryonen mit deutlichem Keimstreifen, aber noch ohne Gliedmaßen, nur $^1/_2$—$^3/_5$ mm lang sind, während Marsupiallarven bei $^3/_5$ mm Breite eine Länge von $1^4/_5$ mm erreichen.

Während also in zahllosen Insekteneiern der Embryo auf Kosten des Dotters heranwächst, aber keine Volumenvergrößerung eintritt, zumal eine solche schon durch die Festigkeit des Chorions verhindert wird, erfolgt im Marsupium unsrer Asseln eine ganz gewaltige Volumenvergrößerung, welcher auch bei der Zartheit der elastischen embryonalen Häute von seiten dieser kein Widerstand entgegengesetzt wird.

Trotzdem erhalten auch die Asseleier von vornherein ein bestimmtes Dottermaterial, und ganz entsprechend den Insekteneiern wächst der Embryo auf Kosten seines Dotters heran.

Die Volumenvergrößerung ist nicht eine Folge einer ungewöhnlich starken Embryonenernährung vermittels der Cotyledonen, sondern stellt sich dar als eine Embryonenaufquellung, hervorgerufen durch den fortgesetzten Zustrom des capillaren Leitungssystems, welcher besonders in der circummarsupialen und marsupialen Flüssigkeit zum Ausdruck kommt.

Durch die Atmungsflüssigkeit wird aber nicht nur die Brut während der Marsupialzeit versorgt, sondern auch noch nach ihrem Schlüpfen anfänglich die I. Larven, welche vom Dotter leben und keine Nahrung von außen aufnehmen.

Die Bedeutung der Cotyledonen: Nach meiner Auffassung sind die Cotyledonen Ausstülpungen der zarten Deckenhaut des Brutsackes, welche dem gesteigerten Atmungsbedürfnis sowohl der Brut als auch des Muttertieres dienlich sind, für eine Ernährung der Brut aber höchstens in unbedeutendem Maße in Betracht kommen.

Schöbl hat 1880 in seiner Arbeit »Über die Fortpflanzung isopoder Crustaceen«, Arch. f. mikr. Anat., die Ansicht vertreten, daß bei *P. scaber* jährlich sich zwei Bruten in einem Marsupium entwickeln sollen und zwei Häutungen stattfänden, die erste vor der 1.

und die zweite nach der 2. Brut. Diese Anschauungen sind, wie wir sehen werden, unrichtig, aber auch hinsichtlich der Cotyledonen kann ich mich Schöbl nicht anschließen. Wenn seine Meinung, daß »die Cotyledonen allmählich schrumpfen«, richtig wäre, dann müßte dieser Vorgang beim Weibchen bei jeder Brut beobachtet werden können.

Um die Beschaffenheit der Cotyledonen während einer Brutperiode genau verfolgen zu können, habe ich in wiederholten Fällen alle Embryonen aus dem Brutsack entfernt, natürlich unter möglichst vorsichtiger Behandlung des Muttertieres. Ein Zusammenschrumpfen der Cotyledonen habe ich in keinem einzigen Falle feststellen können. So wurde z. B. den 26. III. einem *P. scaber*-Weibchen seine aus 88 Embryonen bestehende Brut abgenommen, aber noch am 20. IV. zeigten sich die Cotyledonen so stark entwickelt, daß sie nach unten weit herausragten und daher im Profil des Tieres sichtbar waren. Dieser Zustand blieb jedoch bis zu der am 11.—13. V. erfolgenden Häutung erhalten. Die Cotyledonen haben mithin im Laufe von 42 Tagen keine Schrumpfung erfahren, sondern sind dieselben dicken Kegel geblieben wie im Anfang, nur ihre Oberfläche erscheint etwas derber, was ich darauf zurückführe, daß sie mit eingetrockneter marsupialer Flüssigkeit verklebt ist.

Nach Entfernung der Brut hatte die marsupiale Flüssigkeit keine Bedeutung mehr. Indem sie aber eintrocknet und die zarten Cotyledonen und Ovostegite verklebt, schützt sie diese und das Muttertier überhaupt vor zu großer Austrocknung.

Würden die Cotyledonen vorwiegend der Ernährung der Brut dienen, dann wäre es durchaus unverständlich, daß sie nach Entfernung derselben nicht einschrumpfen, sondern wochenlang ihren Zustand beibehalten. Weil sie aber der Atmung dienen, müssen sie erhalten bleiben, bis alle marsupialen Organe wieder abgelegt werden.

Bedeutung der Uropoden für das Marsupium. — Im Biolog. Centralblatt Nr. 3, 1917 habe ich bereits die Bedeutung der Uropoden für die Ableitung und Zuleitung von Wasser bei den meisten Landasseln besprochen und insbesondere die Wichtigkeit der Uropodenendopodite hervorgehoben. Im vorigen wies ich hin auf die Rolle, welche der Flüssigkeit des Capillarsystems hinsichtlich der Embryonenaufquellung zukommt.

Hinsichtlich der Feuchtigkeit sind die Bruten der Asselweibchen von zwei Extremen bedroht, einerseits der Trockenheit, welche die Entwicklung hemmt oder schließlich vernichtet, anderseits übergroßer Nässe, welche eine übermäßige Aufquellung bewirken würde,

zu frühes Platzen der Häute oder brutschädigende Infektionen, indem durch zu starke Verdünnung der Atmungsflüssigkeit die antiseptische Wirkung des Drüsensaftzusatzes herabgesetzt wird.

Bei der regulierenden Tätigkeit, welche den Uropoden (außer der Rectalmuskulatur) zukommt, ist es von Interesse, festzustellen, wie sich Brutweibchen mit und ohne Uropoden einer schädlichen Flüssigkeit gegenüber verhalten. Als solche benutzte ich wieder Rottinte, um die Ausbreitung der Flüssigkeit möglichst genau verfolgen zu können. Meine Versuche ergaben folgendes: Einem unverletzten *P. scaber*-Weibchen mit Brut wurde am 21. IV. mit feinem Pinsel am vorderen Rücken ein großer roter Tropfen angesetzt. Nach ungefähr einer Minute erfolgte die schon früher von mir geschilderte Färbung des capillaren Leitungssystems, aber bereits in 2—3 Minuten setzte das Tier mittels der Uropoden auf dem Boden der leeren Glaskapsel, in welcher es isoliert wurde, ein Dutzend Tröpfchen der roten Flüssigkeit ab. Nach $^1/_4$ Stunde war außer einer leichten Rötung der Pleopoden und Fluren von der roten Tinte nichts mehr zu sehen, vor allen Dingen aber war dieselbe nicht an das Marsupium gelangt, so daß es also dem Muttertiere gelungen war, vermittels seiner Uropoden die für seine Brut gefährliche Farbflüssigkeit rechtzeitig zu entfernen. Aber auch später zeigte sich keine Schädigung der Brut, sondern am 7. V. entschlüpften die Larven in normaler Weise dem Marsupium.

Ein in ähnlicher Weise unternommener Versuch mit *O. murarius*-♀ ergab im wesentlichen dasselbe.

Am 20. III. wurden einem *P. scaber*-♀, dessen Embryonen durch die Ovostegite schimmerten, bei auffallend schwacher Blutung beide Uropoden amputiert. Zwei Tropfen reinen Wassers, am Rücken abgesetzt, veranlaßten das Tier, nach wenigen Minuten mit der Analgegend an dem Boden mehrere Tröpfchen abzusetzen, ein Vorgang, welcher sich unter Pleopodenbewegungen wiederholte. Das dem Muttertier unerwünschte Wasser wurde also auch ohne Uropoden leicht beseitigt. Am 31. III. zeigten sich die Wundstellen vernarbt und das Tier gesund. Als nun am vorderen Rücken ein Tropfen Rottinte abgesetzt wurde, gelangte in kurzer Zeit ein Teil desselben an mehrere Ovostegite und Basalia. Das Muttertier war also nicht imstande, die schädliche Flüssigkeit abzuleiten, vielmehr war es nach $1^1/_2$ Stunden schon fast bewegungslos und lag auf dem Rücken. Es starb an Vergiftung, nachdem ein Versuch, es durch Zuleitung von Tropfen reinen Wassers in normaler Stellung zu erfrischen, erfolglos geblieben war.

Mehrere andre Weibchen, denen ebenfalls die Uropoden amputiert worden waren, welche aber gleichzeitig kein Marsupium besaßen, konnten sich sämtlich der Rottinte, mit welcher sie behaftet wurden, ohne Schaden entledigen, indem sie dieselbe entweder mit der Analgegend oder mit den Mundteilen am Boden absetzten. Das Verhalten dieser brutsacklosen und uropodenlosen Weibchen zeigt im Gegensatz zu den brutsackführenden und uropodenlosen, daß bei letzteren der Tod nicht wegen des Mangels der Uropoden eintritt, sondern weil das Fehlen der Uropoden mit dem Besitz des Brutsackes zusammentrifft. Wird nämlich die giftige Flüssigkeit bei den brutführenden Weibchen nicht schnell abgeleitet, so besteht die Gefahr, daß sie an die Ovostegite gelangt. Sind diese aber erst einmal behaftet, dann mischt sie sich mit der marsupialen Flüssigkeit und tötet die Embryonen. Es scheint aber, daß bei der Zartheit der Deckenwand des Brutsackes durch diese auch Tinte in die Leibesflüssigkeit des Muttertieres dringt und dessen Vergiftung ebenfalls herbeiführt, zumal seine Widerstandskraft ohnehin geschwächt ist. Die Gefahr für eine derartige Vergiftung brutsackführender uropodenloser Weibchen ist aber um so größer, je weiter die Embryonen in der Entwicklung vorgeschritten sind und je stärker der Hängebauch entwickelt ist, an welchem der Farbstoff alsdann leichter herabfließt. Brutsacklose Weibchen, deren sternales Gebiet kräftig gepanzert ist, sind eben deshalb der Gefahr, die giftige Flüssigkeit in sich aufzunehmen, weit weniger ausgesetzt.

Können brutführende Weibchen eine Verminderung der Trachealsysteme ertragen? Nachdem ich früher schon durch Experimente den größeren oder geringeren Einfluß des Verlustes von einigen oder allen Trachealsystemen erörtert habe, war es von Interesse, zu untersuchen, wie sich in dieser Hinsicht brutführende Weibchen verhalten würden.

P. scaber, den ich für diesen Versuch verwendete, besitzt bekanntlich nur zwei Paar Trachealsysteme an den Exopoditen der 1. und 2. Pleopoden. Am 4. II. wurde 4 Weibchen ohne Marsupium das linke 1. und 2. Exopodit entfernt. Bereits am 28. II. hatten sich alle gehäutet und ein Marsupium entwickelt, während die entfernten beiden Exopodite in etwa ein Drittel der normalen Größe zwar regeneriert waren, aber keine Trachealsysteme wieder erlangt hatten. Die Entwicklung der Brut ist somit durch die Fortnahme der Hälfte der Trachealsysteme nicht behindert worden.

Als am 3. III. einem der vorigen Weibchen auch die beiden andern Exopodite mit Trachealsystemen, und zwar mittags, genommen wurden, lebte das Tier noch am späten Abend und schien ganz munter zu sein, aber am andern Morgen fand ich es tot.

Ein andres Weibchen dagegen, welchem rechts nur noch das 1. Exopodit am 28. II. entfernt wurde, besaß am 20. III. bei lebhaftem Benehmen gelb durch die Brutplatten schimmernde Embryonen. Am 4. IV. zeigte sich das Marsupium hoch geschwollen und von sehr reichlicher circummarsupialer Flüssigkeit umgeben, die den Grund der meisten Basalia umspülte. Am 12. IV. erschienen die Marsupiallarven, von denen sich eine schon mit tastenden Antennen hervorschob. Am 29. IV. liefen die geschlüpften Larven umher. Das Weibchen hat mithin nicht nur die Marsupialzeit mit einem einzigen Trachealsystem überstanden, sondern die Brut ist auch normal zur Entwicklung gelangt. Diese überraschende Erscheinung spricht zugleich auch zugunsten meiner Auffassung der Cotyledonen und Ovostegite als die Atmung vermittelnde Blutorgane, um so mehr als die circummarsupiale Flüssigkeit ungewöhnlich reichlich auftrat. Wenn nämlich die Rolle der Trachealsysteme vermindert war, mußte notwendig die Bedeutung jener Organe gesteigert werden.

Wenn auch die erste auf die Amputation von 2—3 Exopoditen mit Trachealsystemen folgende Brut bei *P. scaber* normal verlief, so zeigte sich doch ein interessanter Gegensatz bei denselben eben besprochenen Weibchen, als sie in die Periode der zweiten Brut gelangten. Die Weibchen nämlich, welche noch zwei Trachealsysteme behalten hatten, brachten auch die 2. Brut zur Entwicklung, das Weibchen dagegen, welchem nur noch ein Trachealsystem gelassen worden war, zeigte seine dadurch hervorgerufene Schwächung in dem Wegfall der 2. Brut.

Normale und abnorme Brutplatten (Ovostegite): Die durch ihr dachziegelartiges Übereinandergreifen den Brutraum abschließenden und dem 1.—5. Pereionsegment angehörenden Brutplatten der Oniscoideen sollen nach den bisherigen Anschauungen der Autoren Gebilde sein, welche aus zwei Blättern bestehen, die überall einen schmalen Hohlraum zwischen sich freilassen würden. Meine eignen Untersuchungen haben das nicht bestätigt, sondern führten mich zu folgenden Ergebnissen:

Die Ovostegite, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit den Flügeln der Insekten besitzen, bestehen, wie diese, aus einer soliden Fläche und sie durchziehenden »Adern«, d. h. die im übrigen miteinander verklebten beiden Lamellen der Ovostegite lassen einen Hohlraum zwischen sich nur im Gebiete der Adern bestehen. Diese Ovostegitadern, welche am 1.—4. Paar in der Zweizahl, am 5. Paar in der Einzahl auftreten, sind im Vergleich mit den Insektenadern sehr dick. Wir haben aber an den Brutplatten zu unterscheiden:

1) die allgemeine, aus zwei dünnen Blättchen verwachsene Spreite,

2) die quer verlaufenden Adern, welche, wenn sie in der Zweizahl auftreten, am Grunde ineinander übergehen,

3) die genau den Adern entlang ziehenden und zu ihrer und der ganzen Ovostegite Versteifung dienenden Stäbe,

4) die Randstreifen.

In den Hals der Brutplatten tritt also nur eine breite Ader ein, welche sich allerdings kurz nach dem Eintritt an den 1.—4. Ovostegiten gabelt, so daß wir an ihnen eine Vorder- und Hinterader zu unterscheiden haben. Diese Adern teilen daher die übrigens völlig durchsichtigen Brutplatten in drei Felder, Vorder-, Mittel- und Hinterfeld. Die Randstreifen finden sich nur auf dem Vorderfelde und besitzen einen nahezu radiären Verlauf. Schöbl hielt sie für ein »Lacunensystem«, während sie in Wirklichkeit äußere Furchen der unteren, also äußeren Lamelle der Ovostegite darstellen. Sie treten nur an den 2.—4. Brutplatten auf, ein Umstand, welcher ihrer physiologischen Bedeutung entspricht, indem sie eine Zerklüftung der Außenlamelle darstellen, durch welche ein möglichst genauer Anschluß an die vorgelagerten Hinterränder bewirkt wird.

Die lebende Hypodermis ist also im Bereich der Brutplatten nur an den Adern erhalten geblieben, und in diese allein dringt ein Blutstrom, woraus sich zugleich die Einschränkung erklärt, welche ich an Gerstäckers Vergleich der Brutplatten mit Kiemen geknüpft habe. Die Enden der Vorder- und Hinterader gehen nicht ineinander über, sondern laufen blind aus.

Was nun die abnormen Ovostegite betrifft, welche Schöbl bereits in einzelnen Fällen bei *P. scaber* zufällig beobachtet hatte, so habe ich dieselben bei *O. murarius* wiederholt planmäßig dadurch gezüchtet, daß ich einzelne Weibchen längere Zeit vollkommen isolierte. Um aber festzustellen, daß dieselben nicht absolut, sondern nur relativ unfruchtbar waren, d. h. eben nur infolge der Isolierung, benutzte ich solche Individuen, welche ihre Fruchtbarkeit vorher bereits durch Erzeugung von 2—3 Bruten bewiesen hatten.

Die Beobachtung solcher isolierten *O. murarius*-Weibchen ergab nun, daß sie sich nach der ersten Frühjahrshäutung individuell sehr verschieden verhielten, indem entweder ein ganz normaler Zustand ohne marsupiale Charaktere zustande kam, oder aber Ovostegite in verschiedener Anzahl auftraten, wobei jedoch stets die zugehörigen Sternite des 1.—5. Pereionsegmentes ihren normalen Zustand, also starke Verkalkung mit Querrippen, beibehalten. Es ergab sich also, daß die Fähigkeit, Ovostegite aus-

zubilden, eine nach Individuen allerdings verschieden stark ausgeprägte rein weibliche Eigenschaft ist, welche ohne Befruchtung zum Ausdruck gelangen kann, und zwar gilt das ebenfalls für ein andres Weibchen von *O. murarius*, welches von Anfang an isoliert wurde, also überhaupt keine Befruchtung erfuhr. Dagegen kommt es ohne Befruchtung niemals zur Ausprägung von Cotyledonen und Sternitauflösung.

Wenn auch die abnormen Ovostegite nach Zahl, Größe und Beschaffenheit verschieden ausfallen, so habe ich jedenfalls eine ganze Reihe solcher beobachtet, welche einen durchaus normalen Bau aufwiesen.

Vergleichend-morphologisch bezeugen uns diese Ovostegite unbefruchteter Weibchen, daß die Brutplatten nicht als umgewandelte Sternithälften betrachtet werden können.

IV. Die jährlichen Bruten der Oniscoideen.

Schöbl stellte sich auf Grund seiner Beobachtungen von *Porcellio scaber* die Fortpflanzung der Landasseln so vor, daß beim Weibchen durch eine Frühlingshäutung ein Brutsack erzeugt wurde, in diesem vermittels einmaliger Frühlingsbegattung sich zwei Bruten entwickelten und nach diesen durch die Herbsthäutung wieder der gewöhnliche Zustand hergestellt wurde.

Seiner Frühlings- und Herbsthäutung gemäß müßte man also auch von einer Frühlings- und Herbstbrut sprechen.

Meine zahlreichen, an meistens isolierten Individuen unternommenen Zuchtversuche haben dagegen übereinstimmend erwiesen, daß

1) für jede einzelne Brut ein eignes Marsupium erzeugt wird,

2) jede einzelne Brutperiode mit einer Häutung anfängt und abschließt,

3) bei manchen Arten in einem Jahre drei Bruten aufeinander folgen können und

4) bei diesen durch eine einzige Frühjahrscopulation das Sperma sogar für drei Bruten gegeben wird, ohne daß vor der 2. und 3. Brut eine neue Begattung erfolgt;

5) hat sich gezeigt, da schon im Frühjahr allein zwei Bruten aufeinander folgen können, daß die alleinige Unterscheidung von »Frühjahrs-« und »Herbsthäutung«, sowie Frühlings- und Herbstbrut den wirklichen Verhältnissen also nicht entspricht.

Eine zuverlässige Garantie für die Häutungen meiner zahl-

reichen Beobachtungsobjekte erzielte ich durch genaue Kontrolle über bestimmte kleine Amputationen und Regenerationen. Letztere erfolgen fast bei jeder Häutung, ausgenommen die Fälle, in welchen die ersteren zufällig einer Häutung zu nahe vorangingen, dann ergibt sich aber wenigstens eine Wundverheilung. Der Vollzug von Häutungen ist bei regelmäßig durchgeführten Amputationen also mit Sicherheit zu kontrollieren.

Bei den dreibrütigen Asseln, als welche ich *P. scaber* und *O. murarius* erwiesen habe, machen die Brutweibchen während eines Jahres nicht zwei Häutungen durch, wie Schöbl behauptete, sondern fünf Häutungen, so daß aufeinander folgen:

1. Häutung, I. Brut; 2. Häutung, II. Brut; 3. Häutung, III. Brut; 4. Häutung, 5. Häutung.

Von den zwei Herbsthäutungen dient die erste zur Beseitigung des letzten Marsupiums, während die zweite eine Anpassung ist an das nach den Brutzeiten eventuell einsetzende Wachstum des Muttertieres.

Die Dreibrütigkeit des *P. scaber* und *O. murarius* gilt übrigens nicht für alle Weibchen, sondern nur für die älteren, welche wenigstens schon zwei Winter durchgemacht haben, während die in einem bestimmten Jahre aus dem Marsupium schlüpfende Brut nicht in demselben, sondern erst im nächsten Jahre fortpflanzungsfähig wird. Junge Weibchen aber, welche erst einen Winter durchgemacht haben, sind zunächst nur ein- oder zweibrütig, um dann erst im folgenden Jahre dreibrütig zu werden.

Auszüge aus meinen zahlreichen Tagebuchnotizen über das Verhalten bestimmter Individuen hinsichtlich dieser und andrer Erscheinungen findet man in meiner ausführlicheren Arbeit.

Als Oniscoideen, bei welchen die Zweibrütigkeit Regel ist, habe ich *Tracheoniscus balticus* und *rathkei*, sowie *Cylisticus convexus* nachgewiesen. Bei den zwei *Tracheoniscus*-Arten entwickelte sich die I. Brut, von Ende (seltener Anfang) Mai angefangen, hauptsächlich im Juni, die II. Brut während des Juli und August. Zum zweiten Male im Zimmer überwinterte Weibchen des *rathkei* begannen schon Ende März mit der I. Brut, weil hier durch die vermehrte Wärme ein »Treiben« der Brut eingetreten ist, eine Erscheinung, welche ich auch für *P. scaber* festgestellt habe, während ich sie bei mehreren andern Asseln nicht oder nur in geringem Grade beobachtet habe. Bei solchen getriebenen Tieren, deren II. Brut schon im Juli ihren Abschluß findet, erfolgt, wenn sie zweibrütig sind, trotzdem keine weitere Brut, so daß hier also nur von Frühlings- und Sommerbrut die Rede sein kann, während eine eigentliche Herbstbrut vollkommen fehlt.

Bei zweiwintrigen Weibchen des *C. convexus* kann ebenfalls nur von Frühlings- und Sommerbrut die Rede sein, dagegen kommt bei einwintrigen Jungweibchen nur eine einzige Herbstbrut zustande.

Schließlich habe ich noch *Tr. ratzeburgii* als eine Art hervorzuheben, bei welcher die Einbrütigkeit zur Regel geworden ist. Die isolierten Weibchen erzeugten ihre einzige Brut im April und Mai und gingen dann im Juni schon wieder in den brutsacklosen Zustand über. Hierbei ergab sich zugleich, daß *ratzeburgii*, eine besonders feuchtigkeitsliebende Art, welche auch, wie ihre Verbreitung beweist, eine größere Kälte zu ertragen vermag, als alle ihre Verwandten, einem durch den Mangel des Winterfrostes verursachten sehr starken »Treiben« der Brut in der Gefangenschaft unterliegt. Die Stärke dieses Voraneilens der Brutentwicklung ist dem von *P. scaber* vergleichbar, aber eben wegen der Einbrütigkeit noch überraschender.

In der freien Natur sind nämlich zahlreiche *ratzeburgii*-Bruten beobachtet worden, aber niemals vor dem 5. Juni, während in Oberbayern das letzte Brutschlüpfen (im Alpenvorland) von mir am 10. IX. festgestellt werden konnte.

V. Wann werden die Landasseln fortpflanzungsfähig?

Von der selbstverständlich notwendigen Entwicklung der Geschlechtsprodukte absehend, wollen wir diese Frage ökologisch untersuchen, d. h. feststellen, bei welcher Körpergröße sich die Oniscoideen fortzupflanzen beginnen und wieviel Zeit verfließt zwischen dem Schlüpfen einer jungen Assel aus dem Brutraum und dem Entlassen eigner Brut aus dem ersten Marsupium des jungen Weibchens?

Eine auch noch so zeitig im Frühjahr dem Brutsack entschlüpfende Assel gelangt niemals in demselben, sondern erst im folgenden Jahre zur Fortpflanzung. Von einer einjährigen Generation in diesem Sinne, daß also das Schlüpfen und die eigne Bruterzeugung in dasselbe Sommerjahr zusammenfallen würden, kann keine Rede sein. Jede junge Assel muß wenigstens einen Winter überdauern, ehe sie selbst zur Fortpflanzung gelangen kann. Nur in rein zeitlichem Sinne kann eine Generation einjährig sein, insofern als die Brutentlassung des Weibchens ungefähr ein Jahr nach dem Verlassen des Marsupiums durch die I. Larven erfolgen kann.

Bei den von mir genauer untersuchten Arten der Gattungen *Porcellio*, *Tracheoniscus* und *Oniscus* konnte ich zwar namhafte Unterschiede hinsichtlich der Generationsdauer selbst bei den Indi-

viduen einer und derselben Brut feststellen, aber ein Jahr muß doch als Durchschnittsdauer gelten.

Im ganzen konstatierte ich für die genannten Gattungen eine Schwankung der Generationsdauer von $9^3/_4$ bis zu 14 Monaten.

Die Feststellung der Minimalgröße, mit welcher ein Asselweibchen seine erste Brut erzeugen kann, steht natürlich in bestimmtem Verhältnis zur Maximalgröße der einzelnen Arten. Eine exakte Angabe der Größe irgendeiner Oniscoideen-Art müßte die Variationsbreite der Längenmaße der Individuen mit Marsupium zum Ausdruck bringen.

Die zahlreichen aus einer Reihe von Arten von mir gezüchteten Asseln haben nach einer bestimmten Zeit also, z. B. nach der Durchschnittsdauer der Generation, d. h. nach einem Jahre, eine bestimmte Durchschnittsgröße erreicht, so daß sich für jede Art eine bestimmte Minimalgröße der Brutweibchen ergibt. Bei *Tr. rathkei* z. B. beträgt dieselbe etwa 8 mm, so daß ein Individuum dieser Größe hiermit zugleich als ungefähr einjährig bestimmt ist.

Es besteht überhaupt (entgegen der Ansicht Gräves 1913) ein bestimmter Zusammenhang zwischen Größe und Alter, der aber trotzdem über letzteres nur annäherungsweise Aufschluß geben kann, in dem Sinne, daß durch die Größe zwar bestimmte Lebensabschnitte gekennzeichnet werden, nicht aber die Lebensdauer etwa genau nach Monaten berechnet werden kann.

Was die Frage nach der Zahl der Bruten betrifft, welche von einem Weibchen während seines Lebens erzeugt werden können, so habe ich wenigstens für die beiden dreibrütigen Arten, *P. scaber* und *O. murarius*, festgestellt, daß mindestens während dreier Jahre, und zwar 7—8 Bruten, nämlich 1 + 3 + 3 oder 2 + 3 + 3 erzeugt werden können. Die Größe der brutführenden Weibchen fand ich schwankend bei *P. scaber* von $11—14^2/_3$ mm Länge und bei *O. murarius* von $9^1/_2—18^1/_2$ mm Länge.

VI. Leberschläuche als Dotterspeicher.

Nach Gerstäcker (Rathke) sollen die sekundären unteren Leberschläuche erst »bei vier- bis fünfwöchigen Jungen« auftreten, eine Angabe, welche durch meine Untersuchungen nicht bestätigt wurde, da ich fand, daß sie schon bei den älteren Embryonen sich ausstülpen. Demgemäß sind also die Larven aller drei Stufen einschließlich der Marsupiallarven im Besitze von zwei Paar Leberschläuchen. Auch Gerstäckers Angabe, daß die »Leberschläuche im Verlauf der ersten 14 Tage bis auf ein Paar ganz dünne, weiße Fäden zusammenschrumpfen«, wird durch meine

Beobachtungen widerlegt, denn sie behalten in Wahrheit während der ganzen Larvenperiode eine voluminöse Beschaffenheit im Vergleich mit denjenigen der älteren Tiere, indem der letzte Dotterrest erst durch die jüngsten Immaturi aufgebraucht wird.

Die sekundären Dotterschläuche erreichen schon bei den Marsupiallarven die halbe Länge der primären. Im Verlauf des II. und III. Larvenstadiums nehmen die sekundären Schläuche allmählich an Länge zu und erreichen etwa $^4/_5$ der Länge der primären. Von der für die erwachsenen Asseln charakteristischen gedreht-geschnürten Gestalt der Leberschläuche ist bei den III. Larven nur im hintersten Abschnitt der primären Schläuche ein Anfang zu erkennen.

Die dem Mitteldarm zugehörigen zwei Paar Nebenschläuche unterliegen also bei den Landasseln einem Funktionswechsel, indem sie anfangs als Speicher für den aus der Embryonalzeit übrig gebliebenen Dotter dienen und erst nach dessen Verbrauch allmählich zu ihrer endgültigen Funktion als Leberschläuche übergehen. Es kann mithin die angeblich schnelle Nahrungsaufnahme der geschlüpften Assellarven nicht mit dem »vollkommen aufgezehrten Dotterrest« (Gerstäcker) begründet werden, zumal eine äußere Nahrungsaufnahme erst mit dem II. Larvenstadium beginnt.

VII. Zur Entwicklung der Trachealsysteme der Porcellioniden.

Die I. Larven der Landasseln sind bereits im Besitz sämtlicher ihnen zukommender Segmente, und nur das 7. Beinpaar und 1. Pleopodenpaar befinden sich noch im Zustand embryonaler Anlagen. Dies sei zunächst als Berichtigung der entsprechenden Angaben Beplers »Über die Atmung der Oniscoideen« (S. 44) Greifswald 1909 festgestellt.

In Ergänzung meines Aufsatzes über »Entwicklung der Trachealsysteme« in den Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde, Nr. 3, Berlin 1917, teile ich vorläufig folgendes mit, und zwar für *P. scaber*:

1) Marsupial- oder I. Larven ganz ohne Trachealsysteme, nur an den Exopoditen des 2. Pleopodensegments eine schwache Anlage derselben.

2) Bei den II. Larven besitzen nur die Exopodite des 2. Pleopodensegments Trachealsysteme, während Exo- und Endopodite des 1. Pleopodensegments nur durch zwei kleine Wülste jederseits angelegt sind.

3) Den III. Larven kommen ebenfalls nur an den 2. Exopoditen Trachealsysteme zu, aber an den 1. Pleopoden machen sich sehr kleine tracheenlose Exopodite bemerklich.

Erst bei den jüngsten Immaturi besitzen die Exopodite der 1. und 2. Pleopoden annähernd gleich starke Luftatmungsorgane.

Die Trachealsysteme der II. und III. Larven des *P. scaber* entsprechen in der Hauptsache bereits denjenigen der Erwachsenen, indem aus einem einheitlichen Sack, welcher mit einem kurzen Schaft am Hinterrande mündet, nach allen Seiten unregelmäßige, einfache oder gabelig geteilte Ästchen abgehen.

Bei den Larven und jüngsten Immaturi münden aber die Trachealsysteme noch unmittelbar am Hinterrand der Exopodite, während sie bei älteren Tieren mehr und mehr von demselben abrücken, was durch eine einschnürende Furche am Hinterrand angezeigt wird. Die Trachealsysteme rücken also später nicht nur vom Rande ab, sondern die Mündungen werden auch zugleich eingeschnürt, um sie zu verkleinern.

Bisher habe ich die Entwicklung der Trachealsysteme an sechs Oniscoideen-Arten genauer verfolgt und teils hinsichtlich des Baues, teils hinsichtlich des zeitlichen Auftretens derselben die folgenden erheblichen Unterschiede festgestellt:

A. Monostigmatische Trachealsysteme treten nur an den 1. und 2. Exopoditen auf.
Die II. Larven besitzen nur an den 2. Exopoditen Trachealsysteme. Die III. ebenfalls. Die 1. Exopodite erhalten ihre Trachealsysteme erst bei den jüngsten Immaturi:
Porcellio scaber und *Armadillidium opacum*.

B. Polystigmatische Trachealsysteme treten an allen 5 Exopoditenpaaren auf.

a. Die Trachealsysteme entwickeln sich schon bei den Larven.

α) Sie sind erst bei den III. Larven in zwei Paaren vorhanden, und zwar an den 2. und 3. Exopoditen:
Tracheoniscus balticus.

β) Sie sind schon bei den II. Larven an allen vier Paar Exopoditen vorhanden, also an den 2.—5.:
Cylisticus convexus.

b. Die Trachealsysteme fehlen allen Larvenstufen und auch den jüngsten Immaturi.

α) Immaturi von 5—7 mm Länge besitzen zunächst vier Paare und dann fünf Paare von Trachealsystemen:
Tracheoniscus rathkei.

β) Immaturi von 5—7 mm Länge nur mit drei Paar Trachealsystemen, bei 8 mm Länge erhalten sie vier Paare, während fünf erst bei den Geschlechtsreifen auftreten:
Tracheoniscus ratzeburgii.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 51

Autor(en)/Author(s): Verhoeff Karl Wilhelm [Carl]

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Brüten der Oniscoidea. 169-189