Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen.

I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*.

Von

Dr. phil. Paul Kammerer.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel I.

Eingegangen am 31. August 1907.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einführung	7
II. Freiwilliges Larvengebären bei <i>Salamandra atra</i>	11
1. Die Weibchen	11
2. Die Larven	15
III. Landmolehgebären und Eierlegen bei <i>Salamandra maculosa</i>	18
IV. Vererbung der Fortpflanzungsveränderung	26
1. Nachkommen der spätgeborenen <i>Salamandra maculosa</i>	29
2. Nachkommen der frühgeborenen <i>Salamandra atra</i>	34
V. Theoretische Wertung der Ergebnisse	39
VI. Zusammenfassung der Ergebnisse	45
VII. Literaturverzeichnis	49
VIII. Erklärung der Abbildungen	51

I. Einführung.

Anknüpfung und Fragestellung. — Normaler Fortpflanzungsakt der *Salamandra maculosa*, der *Salamandra atra*. — Graduelle, nicht prinzipielle Unterschiede. — Gegenseitige Übergänge in der Natur. — Vollkommener Austausch durch experimentelle Mittel.

Die vorliegenden Untersuchungen bilden die unmittelbare Fortsetzung meiner Arbeit »Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*« [9]¹⁾, worin ich den

¹⁾ Ziffern in eckiger Klammer weisen auf das Literaturverzeichnis.

beiden im Titel genannten urodelen Amphibien durch experimentelle Mittel einen von der Norm abweichenden Fortpflanzungs- und Entwicklungsgang aufgezwungen hatte, der aber dem normalen Fortpflanzungsakt der jeweils andern Species gleich oder fast gleich war: *Salamandra maculosa* erhielt die Gebär- und Entwicklungseigentlichkeiten von *Salamandra atra* aufgeprägt und umgekehrt.

Es war dann das Ziel weiterer Züchtungen, zu ermitteln, ob jene im Individualleben der ersten Versuchsgeneration erworbenen Fortpflanzungsveränderungen sich auf die Nachkommen zu übertragen vermögen, ob also die nach dem Modus von *Salamandra atra* geborenen *Salamandra maculosa*-Jungen sich nach Erlangung ihrer Geschlechtsreife abermals gleich oder ähnlich der normalen *Salamandra atra* vermehren würden, und umgekehrt.

Bevor ich diese neuen Züchtungsexperimente beschreibe, wird es nötig sein, nochmals die regelrechte Vermehrungsweise der beiden europäischen Erdmolche (*Salamandra Laurenti*) zu skizzieren, dann aber auch, den Inhalt der zitierten ersten Arbeit kurz zu rekapitulieren, um dem Leser in Erinnerung zu rufen, um welche Fortpflanzungsveränderungen, deren Vererbbarkeit geprüft werden soll, es sich eigentlich handelt.

Der auf schwarzem Grunde gelbgefleckte, große, das Tiefland und das Gebirge bis etwa 1200 m Seehöhe bewohnende Feuersalamander (*Salamandra maculosa* Laurenti. = *maculata* Schrank) bringt im Frühling und Herbst, bei uns und in kälterem Klima in der Regel nur im Frühling, eine große Anzahl (selten unter 14, doch bis zu 72) Junge zur Welt, welche in Form von Kiemen und Flossensäumen um den Schwanz deutliche Larvencharaktere zur Schau tragen, durch die sie zu mehrmonatelangem Wasserleben gezwungen sind, ehe sie sich zugleich mit der Metamorphose in den lungenatmenden, einen fast drehrunden Schwanz ohne Saum tragenden Erdmolch ans Land begeben.

Der ganz schwarze, kleinere, im Gebirge von etwa 800 m aufwärts vorkommende Alpen- oder Mohrensalamander (*Salamandra atra* Laurenti = *nigra* Gray) bringt nur zwei Junge zur Welt, welche weder Kiemen noch Flossensäume besitzen, vielmehr durch Lungen atmen und bereits den fast drehrunden Erdmolchschwanz aufweisen, überhaupt schon in jeder Beziehung das verkleinerte Abbild ihrer Erzeuger sind. Derjenige Teil ihrer Entwicklung, den die *Maculosa*-Jungen im Wasser verbringen, hat sich hier, und zwar, da auch *Salamandra atra* zweimal im Jahre gebären kann, viel schneller, noch

im mütterlichen Uterus abgespielt. Der stärkeren Inanspruchnahme des letzteren durch die so lange in ihm zurückgehaltenen Jungen sind die übrigen Eier zum Opfer gefallen; ebenso zahlreich wie bei *Maculosa* traten sie bei *Atra* zur Ovulationszeit aus dem Ovar in den Oviduct über; allein nur, um hier zu zerfließen und den bevorzugten Embryonen, von denen in der Regel nur je einer in jedem Uterus Platz findet, als Nahrung zu dienen.

Wie schon aus der zuletzt erwähnten Tatsache hervorgeht, sind die schroffen Unterschiede im Fortpflanzungsmodus der beiden Salamanderarten keine prinzipiellen, sondern nur graduelle: auch im tragenden Uterus von *Salamandra maculosa* gibt es fast immer etliche Eier, die nicht zur Entwicklung kommen, die sogenannten Abortiv-eier, welche gleich dem Dotterbrei im *Atra*-Uterus gelegentlich von den Föten verspeist werden, oft allerdings auch, durch den Druck von seiten der vielen wohlausgebildeten Embryonen zu eckigen, flachgedrückten, harten Gebilden zusammengepreßt, keine weitere Verwendung finden und unverändert bei der Geburt mit ausgestoßen werden. Die Anzahl dieser Abortivkeime ist verkehrt proportional derjenigen der zu voller Ausbildung gelangenden Keime: da die Trächtigkeitsdauer der *Salamandra maculosa*, somit auch der Entwicklungszustand der Neugeborenen selbst, im Freileben großen Schwankungen unterworfen ist, so wird die Anzahl der wohlentwickelten, austragefähigen Keimlinge um so geringer, die Zahl der von diesen frühzeitig gedrückten oder sonstwie verletzten, daher zurückbleibenden Keimlinge um so größer, je länger sich das betreffende mütterliche Tier durch ungünstige äußere Umstände (Kälte, Wassermangel) veranlaßt fühlte, seine Nachkommenschaft in sich zu behalten.

So kommen in den Grenzgebieten, wo die vertikale Verbreitung beider Arten ineinandergreift, tatsächlich beinahe vollständige Übergänge zwischen beiden Fortpflanzungsformen vor: wiederholt fand ich an niedrigen Fundstellen Alpensalamander, in deren Fruchthältern sich je zwei (also im ganzen vier) Embryonen statt der normgerechten Ein- (im ganzen Zwei-) zahl gut zu entwickeln vermocht hatten; diese kamen dann auch stets etwas vorzeitig ans Tageslicht, noch ehe sie ihre Kiemen völlig verloren hatten, waren aber trotzdem schon außer Wasser lebensfähig. Mehrmals fand ich an hohen Fundstellen Feuersalamander, welche verhältnismäßig sehr wenige, hochentwickelte Larven beherbergten, die sich an den zusammenfließenden Geschwistereiern gemästet hatten.

Anderseits sind die Embryonen von *Salamandra maculosa* aus.

tiefliegenden Gegenden im Momente ihrer Geburt teilweise oder sämtlich oft noch von den Eihüllen umschlossen, die sie allerdings im Verlaufe der nächsten Minuten sprengen. Immerhin ist auf diesem niedrigsten, im Freien zu beobachtenden Gebärstadium die Anzahl der Jungen gewöhnlich am größten, und Abortiveier sind in diesem Falle meist gar keine vorhanden¹⁾.

Der Versuch war naheliegend, auf den von der Natur schon vorgezeichneten Wegen weiterzuschreiten, durch künstliche Mittel die Anpassungsfähigkeit bis zu den äußersten Extremen zu treiben. Das Haupthindernis beruhte nur in der Schwierigkeit, die Salamander in Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen; nachdem mit Hilfe großer, sorgsam ausgestatteter Behälter [siehe deren Beschreibung in 9, S. 174—186 und deren Verbesserung in 10, S. 54, 55] und minutiöser Pflege der Versuchstiere jenes Hindernis überwunden war, ging aber der weitere Verlauf der Dinge verhältnismäßig leicht vonstatten. Es war mir schon in der genannten ersten Arbeit gelungen, die Zeugungsverhältnisse beider Erdmolcharten fast vollkommen ineinander überzuführen.

Nimmt man der *Salamandra maculosa* die Gelegenheit, ihre Jungen in Wasser abzusetzen und hält sie andauernd in möglichst niederer Temperatur, so bleiben jene so lange im Uterus, bis sie ihre postembryonale Entwicklung vollendet haben. Weil aber infolge dieses Zurückhaltens weniger Larven als gewöhnlich im Uterus Platz finden, müssen die übrigen Keime verkümmern und zugrunde gehen; bei *Salamandra maculosa*-Weibchen, denen jenes Spätgebären habituell geworden ist, zerfließt daher ein Teil der Eier schon von Anfang zum Brei und dient den wenigen heranwachsenden Föten als Nahrung.

Gewährt man der *Salamandra atra* reichlich Gelegenheit, ihre Jungen ins Wasser abzusetzen und hält sie andauernd in möglichst hoher Temperatur, so stoßen sie jene so früh aus dem Uterus, daß sie noch einen größeren Teil ihrer Postembryonalentwicklung im Wasser zu vollenden haben. Weil aber infolge dieses vorzeitigen Abgebens mehr Larven als gewöhnlich im Uterus Platz finden, können manche von den übrigen Keimen sich ebenfalls entwickeln; bei *Salamandra atra*-Weibchen, denen jenes Frühgebären habituell geworden

¹⁾ Übrigens habe ich nicht, wie GIARD [6, S. 178] angibt, die Identität der beiden Arten behauptet. Ich bin nur überzeugt, daß sie entweder von gemeinsamer Urform abstammen, oder daß *Sal. maculosa* selbst diese Urform, die zwei Arten daher unmittelbar verwandt seien. Ebenso überzeugt bin ich aber auch von der heute in der Natur zu Recht bestehenden spezifischen Scheidung.

ist, zerfließt daher nur eine geringere Menge von Eiern der betreffenden Ovulationsperiode zum Nahrungsbrei, und es werden dafür mehrere Föten lebensfähig.

Den letzten, *Salamandra atra* betreffenden Befund hatte ich in meiner ersten Untersuchung noch nicht in seinem vollen Umfange gewonnen. Da sich jedoch die Hoffnung, die ich dort ausgesprochen, inzwischen tatsächlich erfüllt hat, die Hoffnung nämlich, »daß bei einer Fortsetzung der Versuche ein großer Teil der *Atra*-Weibchen sich dauernd daran gewöhnen ließe, ihre Jungen als kiementragende Larven ins Wasser abzusetzen, und zwar unter gleichzeitiger, mit jeder Trächtigkeitsperiode fortschreitender Vermehrung der Nachkommenschaft, — mit einem Wort, daß es gelingen müßte, die unter Darbietung günstiger Wasserverhältnisse ermöglichte gänzliche Rückkehr zur Fortpflanzungsweise von *Salamandra maculosa*, der hypothetischen Stammart, zu veranlassen« [9, S. 220] . . ., so ist es jetzt meine Aufgabe, über die im Laufe der seither vergangenen Jahre gegenüber jener ersten Arbeit errungenen Fortschritte zu berichten, soweit sie sich noch auf die erste Generation der Versuchstiere erstrecken, den damaligen Tatbestand zunächst insoweit zu ergänzen, als er sich noch auf Engramme bezieht, die im Individualdasein erworben sind, ohne Mitwirkung einer Vererbung.

II. Freiwilliges Larvengebären bei *Salamandra atra*.

1. Die Weibchen.

Zur Zeit als ich die genannte erste Arbeit über den in Rede stehenden Gegenstand veröffentlichte, hatte ich nämlich bloß von acht Weibchen des Alpensalamanders, die von der Tiefengrenze des Verbreitungsgebietes herstammten, Junge erhalten, die freiwillig auf späten Larvenstadien ins Wasserbassin des Terrariums abgesetzt worden waren; bei zweien dieser Weibchen hatte sich gleichzeitig eine Vermehrung der Embryonen von der normalen Zweizahl auf die Dreibeziehungsweise Vierzahl eingestellt.

Bestimmte experimentelle Faktoren waren aber dabei nicht angewendet worden, sondern ich erblickte die Erklärung der auffälligen Erscheinung lediglich in der niedrigen Höhenlage des Fundortes, faßte sonach die Frühgeburten als einen schon im Freileben vor dem Einfangen der betreffenden Weibchen bestandenen Übergang zur Fortpflanzung von *Salamandra maculosa* auf.

Im übrigen war ich, um *Salamandra atra* den Entwicklungsgang

von *Maculosa* durchlaufen zu lassen, darauf angewiesen, die Föti jener Species nach der Methode des Fräuleins VON CHAUVIN [1] aus den Fruchthältern herauszuoperieren. Anlässlich der gelungenen Aufzucht solcher künstlicher Frühgeburten konnten zwar interessante ontogenetische Daten gesammelt werden, aber von einer wirklichen, phylogenetisch bedeutsamen Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit konnte dabei keine Rede sein.

Ich sah mich daher genötigt, Mittel zu ersinnen, bei deren Anwendung es gelänge, die Alpensalamanderweibchen zu freiwilligem, gewohnheitsmäßigen Frühgebären zu veranlassen, gleichwie ich die Feuersalamander zu freiwilligem, gewohnheitsmäßigen Spätgebären gebracht hatte.

Es gelang mir zunächst, noch ein mechanisches Mittel ausfindig zu machen, welches gegenüber dem Herausoperieren den Vorteil voraus hat, daß es die ihm unterworfenen trächtigen Weibchen in der Mehrzahl der Fälle nicht tötet. Ich massierte, wie es von der künstlichen Fischbesamung her bekannt ist, die Körperflanken der betreffenden Weibchen langsam und gelinde, aber mehrere Minuten hindurch ununterbrochen, wodurch in einigen Fällen wehenartige Krämpfe ausgelöst wurden, die zu einer Frühgeburt führten.

Es gelang mir aber ferner, ein sehr einfaches Mittel zu finden, indem ich die natürlichen Verhältnisse in Erwägung zog, die in der Heimat des Alpensalamanders herrschen. In den Höhenlagen, welche sein Revier abgeben, finden sich nur spärliche Wasseransammlungen, und auch diese wenigen sind selten für den Aufenthalt von Amphibienlarven geeignet; teils besitzen sie ein starkes Gefälle, welches die Larven mit sich fortreißen oder ans Trockene schleudern würde, teils sind sie selbst während der kurzen Dauer der warmen Jahreszeit vereist und arm an Nahrungstieren. Daß der Mangel geeigneter Gewässer einen Faktor für das Landmolehgebären des Alpensalamanders bilde, war also von vornherein wahrscheinlich und findet darin, daß der Feuersalamander bei Wasserentzug ebenfalls landmolehgebärend wird, seine exakte Bestätigung.

Überdies waren ja schon in Gestalt der erwähnten, bereits meiner ersten Arbeit vorgelegenen acht Weibchen Anfänge gegeben, die erwarten ließen, daß noch weitere schwarze Salamanderweibchen von reichlichen Wasservorräten Gebrauch machen würden, um sich eher als sonst ihrer Nachkommenschaft zu entledigen. Somit schien das gesuchte Mittel darin gefunden, den Alpensalamandern nicht nur ein geräumiges Wasserbecken in ihren Wohnbehälter zu stellen, sondern

auch den Landteil desselben möglichst feucht zu halten. Bei Weibchen, die von Fundorten unter etwa 1000 m absoluter Höhe stammten, genügten diese Maßnahmen, oft sogar schon die erste — größeres Wasserbecken — allein, zur Herbeiführung des gewünschten Erfolges.

Nicht fruchten wollte hingegen das Mittel reichlicher Feuchtigkeit und Wassergewährung bei den Weibchen von mehr als etwa 1000 m absoluter Höhe. Hier erreichte ich mein Ziel, indem ich solche Weibchen im vorgeschrittenen Trächtigkeitszustand ganz ins Wasser setzte. Damit die Tiere nicht ertrinken, mußte dieses zwar so seicht sein, daß sie jederzeit Grund unter ihren niedrigen Beinen fanden und jederzeit den Kopf über Wasser zu erheben vermochten, auch gelang es erst nach längerer Zeit durch Herstellung dunkler Verstecke (Steingruppen) im Wasser oder Dunkelstellung des ganzen Behälters, die zuerst sehr aufgeregten, krampfhaft einen Ausgang suchenden Tiere langsam zu beruhigen und an den nassen Aufenthalt zu gewöhnen, — immerhin aber war eins notwendigerweise in jedem Falle erreicht: die Jungen mußten nun im Wasser zur Welt kommen! Daß es bei dieser angesichts der Umgebung, in der die Weibchen ihre Niederkunft abzuwarten gezwungen waren, unabänderlichen Tatsache nicht sein Bewenden hatte, sondern daß regelmäßig außerdem Abortus eintrat, darf vielleicht nicht dem Wasseraufenthalt allein, sondern auch der durch ihn verursachten Beunruhigung der Weibchen zugeschrieben werden. War der erste Abortus aber einmal vonstatten gegangen, so erwies sich die geschilderte schärfste Maßregel gewöhnlich fürderhin als unnötig: es genügte dann der Aufenthalt in einem der sonst gebräuchlichen Zuchtterrarien mit Wasserbassin, um bei denselben Weibchen das Frühgebären, und zwar ins Wasserbassin hinein, habituell werden zu lassen, — ein Vorgang, der, soweit er das Abortieren an sich betrifft, bekanntlich ja auch bei den Haustieren und selbst beim Menschen nichts Ungewöhnliches darstellt.

Noch blieben aber *Atra*-Weibchen übrig, die selbst bei strengem Wasseraufenthalt ihren ursprünglichen Gebärgewohnheiten treu blieben, also zwar notgedrungen ins Wasser, dem Medium, worin sie sich eben selbst befanden, hineingebaren, aber trotzdem fertig entwickelte Molchjunge. Auch kam es, wenngleich nur ausnahmsweise, vor, daß Weibchen zwar ein- oder zweimal abortiert hatten, dann aber doch wieder zur ursprünglichen Gewohnheit des Vollmolchgebärens zurückkehrten. Ein »Abschrecken«, d. h. die hochträchtigen Weibchen plötzlich in eiskaltes Wasser werfen, wodurch HUNTINGTON [8] und ich [9, S. 237] *Salamandra maculosa* bisweilen zum vorzeitigen Abgeben der Larven

veranlaßt hatten, fruchtete bei *Atra* gar nichts. Solchen hartnäckigen Fällen gegenüber blieb die Notwendigkeit bestehen, noch einen zweiten Faktor behufs operationsloser Entnahme der Larven herauszufinden. Diese Notwendigkeit bestand um so mehr, als ich öfters an relativem Materialmangel zu leiden hatte und doch immer einen nicht zu spärlichen Stamm von Normaltieren zur steten Kontrolle unangetastet lassen wollte.

Besondere Entwicklungsverhältnisse, welche bei Hochgebirgstieren statthaben, werden nun aber nicht bloß den hydrographischen, sondern auch den Temperaturbedingungen zugeschrieben. Die Kälte gilt als derartiger die Viviparie begünstigender Faktor. Somit schien es für den beabsichtigten Zweck ratsam, die Alpensalamanderweibchen in möglichst hoher Temperatur zu halten. Bald zeigte sich, daß hierdurch ein glücklicher Griff getan und ein zweites Mittel, Frühgeburten zu bekommen, erreicht war. Erstaunlicherweise erwiesen sich — wie KRYŽ [12, S. 563] gelegentlich andersgearteter Versuche auch am Feuersalamander erfuhr — die Alpensalamander sehr widerstandsfähig gegen allmähliche Erhöhung der Temperatur, so oft auch im Sommer namentlich frischgefangene Exemplare nach der Reihe zugrunde gegangen waren. Bei langsamer Gewöhnung hingegen wurde eine Temperatur von 25 bis 30 Grad C. von Tieren, die bereits einige Zeit in Gefangenschaft gelebt hatten, anstandslos ertragen.

Jeder der beiden äußeren Faktoren, Feuchtigkeitsmaximum und Temperaturmaximum, bewirkt sowohl für sich allein, als auch — was aber nur in hartnäckigen Fällen, bei Tieren aus der Schneeregion, durchaus geboten war — miteinander kombiniert, daß die ihnen ausgesetzten *Salamandra atra*-Weibchen habituelle Frühgebärerinnen wurden.

Nun hatte ich schon von jeher zu beobachten Gelegenheit gehabt, daß in Gefangenschaft im allgemeinen überhaupt die Tendenz besteht, frühere Stadien als normal zu gebären. Dies gilt nicht bloß vom Alpensalamander, sondern auch von andern viviparen Tiergattungen. Was aber die uns hier interessierende Art, eben den Alpensalamander, anbelangt, so ist eine Normalkultur, in der alle Weibchen fortdauernd im ursprünglichen Grade der Viviparie verharren, in der Tat nur dann möglich, wenn man sie den Winterschlaf halten (während der kalten Jahreszeit nicht in temperierten Räumen bleiben, sondern in kalten, wenngleich frostfreien Räumen in Erstarrung fallen) läßt, oder indem man sie in Terrarien ohne Wasserbecken hält, gleich den landmolchgebärenden Feuersalamandern, was jedoch die Parallelität der Versuche stören würde.

Derartige vom natürlichen Verhalten abweichende, plötzlich im domestizierten Zustande sich einstellende Variationstendenzen [siehe auch 10, S. 70, 71] pflegt man wohl oberflächlich genug »den ungünstigen (oder vielmehr oft günstigeren!) Bedingungen des Gefangen-schaftslebens« zuzuschreiben, wozu man um so mehr gedrängt wird, als die näheren Ursachen der Domestikationsvariation häufig vollkommen unaufgeklärt bleiben. Hier aber offenbart sich wohl hinlänglich, daß die höhere Temperatur es ist, die das Aberrieren vom Fortpflanzungstyp zugunsten eines vorzeitigen Freiwerdens der Frucht verschuldet.

2. Die Larven.

Verfolgen wir den Werdegang der Anpassung von *Salamandra atra* an habituelles Larvengebären, so können wir vier Stufen unterscheiden, die vom Vollmolchgebären auf trockenem Lande, wie es bei *Salamandra atra* normalerweise Brauch ist, zum Larvengebären ins Wasser, und zwar in der Art wie es bei *Salamandra maculosa* Brauch ist, hinführen:

1) Zwei junge Vollmolche werden, statt aufs Land, ins Wasser abgesetzt.

2) Sie werden außerdem, statt als lungenatmende Vollmolche, als kiementragende Larven geboren.

3) Es werden nicht zwei, sondern drei (aus einem Uterus zwei, aus dem andern eine) oder vier (aus jedem Uterus zwei) Larven unter den bezeichneten Umständen geboren, wofür die Zahl der Abortiveier sich entsprechend verringert.

4) Es wird eine noch größere, schwankende Individuenzahl geboren, die sich von einer Gravitationsperiode zur andern erhöht; bis neun Larven wurden beobachtet, die dann auch auf immer früheren Entwicklungsstadien zur Welt kommen.

Diese vier Anpassungsstufen sind stets scharf getrennt, wenn der Versuch mit Weibchen vorgeschrittenen Tragezustandes begonnen wird. Befinden sich die Weibchen hingegen erst am Anfange der Tragezeit oder vollends, muß erst die Befruchtung im Banne der Versuchsbedingungen statthaben, so fallen Stufe 1 und 2 häufig zusammen, treten gleichzeitig schon bei der ersten, von Wärme oder Wasserreichtum (noch eher bei der ersten, von Wärme und Wasserreichtum) beeinflussten Geburt ein.

Ferner aber geschieht es, daß die Neugeborenen stark verschiedene Entwicklungsstadien aufweisen, so daß gleichsam bei ein

und derselben Geburt zwei verschiedene von den oben gekennzeichneten Anpassungsstufen zugleich zu konstatieren sind: z. B. liefert der eine Uterus noch einen Vollsalamander, der andre eine Larve; die Geburt solch ungleicher Geschwister kann in derselben Stunde oder auch die des Vollsalamanders geraume Zeit (einige Tage oder mehr als eine Woche) später erfolgen.

Bezüglich Anpassungsstufe 1 und 2 kann außer dem Zusammenfallen noch die Abänderung eintreten, daß zwar bereits Larven geboren werden, aber nicht im Wasser, sondern auf dem Trockenen, von wo sie das Wasser entweder erst selbsttätig aufsuchen, oder, wenn dies wegen allzugroßer Entfernung nicht angeht, dem Tod durch Eintrocknen anheimfallen, oder endlich, wenn sie schon weit genug entwickelt sind, um trotz der Kiemen auch zur Luftatmung befähigt zu sein, jene Wasseratmungsorgane rasch abstoßen, restliche Bruchstücke resorbieren und fortan durch Haut und Lungen atmen.

Die Anpassungsstufen 3 und 4 bleiben von Stufe 2 meist scharf getrennt. Es ist mir sehr selten vorgekommen, daß sich die Zahl der Larven gleich beim erstmaligen Abortus vermehrt hätte; und war dies der Fall, dann hatte offenbar die Anpassung — bei Weibchen von 780 bis 900 m Seehöhe — schon im Freileben eingesetzt. Denn es ist kaum denkbar, daß von den Eiern, welche die erblich fixierte Tendenz haben, durch Zusammenfließen den Dotterbrei zu bilden, sich plötzlich noch einige absondern und weiterentwickeln, weil das Weibchen bei einer erst in Monaten bevorstehenden Geburt sich entschließen wird, die Frucht vorzeitig abzustoßen. Erst wenn dies bereits wenigstens einmal wirklich geschehen — dann aber auch ziemlich regelmäßig —, tritt in einem oder gleich in beiden Fruchthältern eine reichlichere Embryonenausbildung ein.

Will man die freiwillig geborenen *Atra*-Larven hinsichtlich ihrer Merkmale charakterisieren, so muß man wohl unterscheiden zwischen solchen, welche die erste Larvengeburt des betreffenden Weibchens darstellen, und solchen, wo das Larvengebären dem mütterlichen Tier schon habituell geworden war.

Im ersten Falle gleichen die Larven denjenigen, die man dem Uterus durch operativen Eingriff entnimmt und in Wasser setzt. Hinsichtlich der Erstlingslarvengeburten darf ich daher auf die genaue Beschreibung der ausgeschnittenen Föten verweisen, welche in meiner ersten Salamanderarbeit [9, S. 193 ff.] enthalten ist. Gewöhnlich zeigen sich die erstmaligen Frühgeburten auf einem Stadium, welches, seiner Größe (35 bis 45 mm Totallänge) nach zu urteilen, dem sogenannten

»dritten Stadium« SCHWALBES [17, S. 359] entspricht, d. i. jenem nach Aufzehrung des Dotterbreies.

Anders verhält es sich oft bei den künftigen Frühgeburten. Diese Larven haben zwar manchmal auf ihrer Oberseite auch schon die tiefschwarze Färbung des metamorphosierten Salamanders, sind aber häufiger satt kaffeebraun mit undeutlichen fleischfarbenen Linien längs der Wirbelsäule und der lateralen Myocommata; ihre Unterseite ist hellgrau, schwach silberglänzend und mit rosenrotem Anflug. Die Drüsen des späteren Vollsalamanders sind schon zu erkennen, aber viel schwächer ausgeprägt als bei diesem. In üppiger Entfaltung stehen Kiemen und Flossensaum.

Die Kiemen zeigen gleich nach der Geburt noch die Zartheit und Farblosigkeit (beziehungsweise, da das Blut infolge des Pigmentmangels ungehindert durchschimmert, korallenrote Färbung) der intra-uterinen Kiemen herausoperierter Larven; aber ihre Länge ist bei freiwillig geborenen Larven, vorausgesetzt daß das betreffende Weibchen schon wiederholt abortierte, von vornherein nicht so bedeutend als bei gleich großen intra-uterinen Larven. Und die nun wie bei diesen, wenn man sie ins Wasser gibt, vor sich gehende Adaption an die Wasseratmung vollzieht sich rasch und vollkommen. Nie sah ich bei freiwillig geborenen *Atra*-Larven ein Abbröckeln oder gar ein gänzliches Abfallen der Kiemen mit nachfolgender typischer oder monströser Regeneration eintreten; sondern stets nur — wie bei *Salamandra maculosa* — reine Resorption, Verdickung des Epithels, Vermehrung des Pigments, so daß die Kiemen schließlich grau erscheinen, und Einschränkung der Capillargefäße. Doch diesen Adaptionsvorgang der Kiemen von der intra-uterinen an die Wasserrespiration brauche ich hier nicht des näheren zu wiederholen: ich habe ihn ausführlich in meiner ersten Salamanderarbeit [9, S. 202 ff.], kürzer in meiner *Alytes-Hyla*-Arbeit [10, S. 79, 80] beschrieben.

Der Flossensaum des Larvenschwanzes ist, wenn das betreffende Weibchen zum erstenmal abortiert, recht unansehnlich, kaum 1 mm breit; bei mehrmaligen Frühgeburten wird er immer breiter, Hand in Hand mit dem Kürzer- und Robusterwerden der Kiemen. Ein Flossensaum von 2 bis 3 mm Breite, der sich durch lichte, weißlichgraue, schwach dunkelpunktierte Farbe vom Muskelteil des Schwanzes abhebt, ist dann keine Seltenheit.

Diejenigen Anpassungen also, welche bei der herausoperierten Larve erst langsam vor sich gehen und oft — ich erinnere an das Regenerieren monströser Kiemen nach dem Abwurf — unter revolu-

tionären Begleiterscheinungen, sind bei den Larven, die von ihren daran schon gewöhnten Muttertieren freiwillig geboren werden, schon in ausnehmlichem Grade vorbereitet. Es fehlt nur noch, wenn die Larven bei der Geburt ins Wasser abgesetzt werden, ein Rest bis zur vollkommenen Durchführung der Anpassung, der dann wie bei den Feuersalamanderlarven sehr rasch vor sich geht. Die hierzu erforderliche Zeit kann kaum mehr nach Tagen, sondern nur nach Stunden gerechnet werden.

Ein nicht unerheblicher Unterschied zwischen herausoperierten Föten und erstmaligen Frühgeburten einerseits, habituell gewordenen Larvengeburten anderseits, besteht schließlich noch im ethologischen Verhalten der Larven. Erstere Larven haben bis zu ihrer Metamorphose stets gewissermaßen etwas Embryonales an sich: die unbeholfenen Bewegungen, die ich früher [9, S. 210] des näheren geschildert, der Nahrungserwerb, ein blindes Zuzschnappen nach allem was sich bewegt und die Schnauze berührt, gleichgültig, ob es freßbar oder nicht, zu bewältigen oder nicht, sind bei ihnen so ganz anders als das Benehmen einer normalerweise freilebenden Larve, gemahnen bei ihnen immer noch an den Aufenthalt im finsternen Uterus, wo der Fötus enge eingeschlossen und rings im Dotter eingebettet ist, wo er nur träge zuzuschnappen braucht, um das Maul voll Brei zu bekommen, nur die schwachen Beinchen ein wenig anders anzustemmen, um eine gewünschte, bequemere Lage einzunehmen. Umgekehrt stimmen die Nachkommen eines habituell frühgebärenden Muttertieres in ihrer Gewandtheit, ihrer zielbewußten Jagd auf angemessene Beute durchaus mit den Larven von *Salamandra maculosa* überein.

III. Landmolchgebären und Eierlegen bei *Salamandra maculosa*.

Bezüglich *Salamandra maculosa* hatte ich schon in meiner ersten Salamanderarbeit [9] eine weiter vorgeschrittene Anpassungsstufe aufzuweisen gehabt als bezüglich *Salamandra atra*. Die *Maculosa*-Weibchen hatten sich nämlich, ohne daß ein gewaltsamer, dem Heraus schneiden der *Atra*-Föten analoger Eingriff — man könnte an Abbinden der Uteri denken — nötig geworden, daran gewöhnt, ihre Jungen bei sich zu behalten und endlich als fertige kleine Salamander zu gebären.

Dies war, wie gesagt, ohne Gewaltmaßregel vor sich gegangen, und zwar einfach durch Entziehung des Wasserbeckens, in das die Weibchen hätten Larven absetzen können.

Es erwies sich nun für gewisse Zwecke — z. B. strenge Parallelität der Kulturen behufs leichterer Vergleichbarkeit der Ergebnisse — wünschenswert, neben dem Faktor »Wassermangel« noch einen zweiten Faktor in Aktion treten zu lassen, der womöglich dasselbe bewirken sollte. Ich erinnere daran, daß bei *Salamandra atra* hohe Temperatur das Larvengebären begünstigt hatte. Somit erschien es nahegelegt, bei *Salamandra maculosa* zur Hervorbringung des entgegengesetzten Effektes den entgegengesetzten Faktor — niedrige Temperatur — anzuwenden. Dies war durchführbar, indem die hierzu ausersehenen Feuersalamander während der kalten Jahreszeit eingewintert, d. h. in einem Keller, der im Winter eine Temperatur von nur 2—4 Grad, aber nie unter 0 Grad C. (was die Tiere in wenigen Tagen töten würde) aufweist, in diejenige Erstarrung fallen gelassen wurden, wie sie der Winter allerdings auch im Freileben mit sich bringt. Immerhin war aber dies ein Gewinn im Vergleich zur Überwinterung in Räumen, die stets auf gewöhnliche Zimmertemperatur (16 bis 18 Grad C.) temperiert werden und wo die entgegengesetzte Tendenz besteht, nämlich immer jüngere Larven, ja sogar, wie wir weiter unten ausführlicher hören werden, schließlich Eier abzusetzen. Das kalte Überwintern übte hingegen nach der Richtung des Spätgebärens hin sogar einen entschieden positiven Einfluß aus bei solchen Salamanderexemplaren, die zuvor einmal oder einigemal warm überwintert worden, in keinen Winterschlaf verfallen, somit gewissermaßen schon an ein wärmeres Klima angepaßt und sich an das kältere Klima rückanzupassen gezwungen waren.

Außer dem Winterschlaf stand aber noch eine ergänzende Möglichkeit, die Salamander niedrigerer Temperatur auszusetzen, offen. Die kalt überwinterten Tiere wurden während der wärmeren Jahreszeit, und zwar von März bis Oktober, in einer tiefen, trockengelegten Zisterne gehalten, wo jahraus jahrein eine Temperatur von 12 Grad C. herrscht.

So behandelte Feuersalamander behielten in der Tat ihre Nachkommenschaften länger als normal im Uterus, die Geburten verzögerten sich um 3 bis 4 Monate; allein der Erfolg stellte sich trotzdem nicht im gewünschten Ausmaße ein. Man darf nämlich nicht vergessen, daß die niedrige Temperatur, wie experimentell erwiesen ist, gleichzeitig auch die Entwicklung der Embryonen verzögert; diese blieben also, trotzdem sie mitunter zu einer Zeit geboren wurden, in der sie unter andern Umständen ihre Metamorphose schon vollendet gehabt hätten, noch immer auf dem Larvenstadium stehen. Der Er-

folg beschränkte sich darauf, daß dies Larvenstadium wenigstens ein erheblich vorgerücktes war, so daß in der Kälte wenigstens ein Hilfsfaktor, wenn auch nicht ein dem Wassermangel gleichwertiger Faktor gefunden war. Auch im Freileben, im rauen Hochgebirge, wird er gewiß eine Rolle gespielt haben. So findet man ja schon bei frischgefangenen Weibchen, die aus dem Klima unsrer Breiten stammen, im Herbst geburtsreife Embryonen in den Fruchthältern vor, die für gewöhnlich mit dem Muttertiere überwintern und erst im darauffolgenden Frühjahr, ohne seit Herbst in ihrer Entwicklung wesentlich fortgeschritten zu sein, geboren werden. In wärmerem Klima dagegen, auch schon während warmer Jahre unseres gemäßigten Klimas, kommen jährlich, entsprechend der eigentlichen Trächtigkeitsdauer von 6 Monaten, zwei Geburten zustande: diejenigen Embryonen, die wir sonst in geburtsreifem Zustande überwinternd antreffen, werden dann bereits im Herbst geboren, und bis zum Frühjahr ist schon wieder ein neuer Satz von Embryonen bereit.

Die unter dem Einfluß niedriger Temperatur geborenen *Maculosa*-Larven und die unter dem Einfluß hoher Temperatur geborenen *Atra*-Larven waren nun ungefähr gleichen Stadiums; jene hätten ohne den entwicklungsverzögernden Einfluß der Kälte auf noch späterem, diese ohne den entwicklungsbeschleunigenden Faktor der Wärme auf noch früherem Stadium geboren werden müssen. So war wenigstens, wenn schon nicht strenge Parallelität, eine vollkommene Reziprozität der Temperaturversuche hergestellt.

In Parenthese ist hier zu erwägen, ob möglicherweise auch die ständige Dunkelheit, in der sich die bei niedriger Temperatur, winters im Keller und sommers in der Trockenzisterne gepflegten Feuersalamander befanden, einen mitbestimmenden Einfluß ausgeübt haben könnte; allerdings nicht auf die Embryonalentwicklung, die ja im Uterus ohnehin auf jeden Fall unter Lichtabschluß vor sich geht, wohl aber auf das Zurückhalten seitens der Elterntiere.

Auf diesen denkbaren Einwand ist dreierlei zu erwidern: Erstens führen die Salamander auch in den belichteten, bepflanzten Behältern ein so verborgenes Leben, daß sie sich nur wenig vom Tageslicht treffen lassen. Beim Besichtigen eines solchen Salamanderterrariums möchte man gewöhnlich gar nicht glauben, daß es überhaupt bevölkert sei, selbst wenn es eine sehr große Anzahl von Erdmolchen enthält. Erst in der Dämmerung, und zwar meist in der Morgendämmerung, verlassen die Tiere ihre Schlupfwinkel. Zweitens gehen die Geburten stets in der Nacht vor sich oder beginnen

wenigstens erst nach Eintritt völliger Dunkelheit, so daß diese kein verzögerndes Moment für das Eintreten des Gebäaraktes bilden kann. Drittens endlich ergaben planmäßige Versuche mit Weibchen beider Salamanderarten, in welchen Versuchen der Einfluß lichter oder finsterner Standorte auf die Trächtigkeitsdauer geprüft wurde, die Unabhängigkeit von diesem äußeren Faktor.

Verfolgen wir den Werdegang der Anpassung von *Salamandra maculosa* an habituelles Vollmolchgebären, so können wir vier Stufen unterscheiden, die vom Larvengebären ins Wasser, wie es bei *Salamandra maculosa* normalerweise Brauch ist, zum Vollmolchgebären auf trockenem Lande, und zwar in der Art, wie es bei *Salamandra atra* Brauch ist, hinführen:

1) Viele Larven von 25 bis 30 mm Länge werden, statt ins Wasser, auf dem Lande abgesetzt.

2) Ebenda wird eine geringere Anzahl von Larven älteren aber innerhalb ein und desselben Wurfes keineswegs gleichen Stadiums geboren. Zugleich mit den wohlausgebildeten Embryonen gehen ziemlich viel teratologische, nicht lebensfähige Abortivembryonen ab.

3) Eine noch geringere Anzahl (höchstens sieben) Larven mit reduzierten Kiemen oder ohne solche aber noch offenen Kiemen-spalten, die knapp vor der Metamorphose stehen, oder bereits frisch verwandelter Vollsalamander werden abgesetzt.

4) Auch diese geringe Individuenzahl des Wurfes vermindert sich noch von einer Gravitationsperiode zur andern, bis, wie bei *Salamandra atra*, die Zahl der Nachkommen konstant auf zwei (ein Fötus in jedem Uterus) stehen bleibt.

Diese vier Anpassungsstufen bleiben, soweit meine Erfahrungen reichen, im Gegensatze zu denen beim Anpassungsvorgang von *Salamandra atra* stets scharf getrennt. Die bei den sich anpassenden Weibchen zum Vorschein kommenden Symptome habe ich in meiner früheren Arbeit [9, S. 226] näher geschildert.

Wiederholt sezierte ich habituell vollmolchgebärende Feuersalamander (ebenso habituell larvengebärende Alpensalamander), ungeachtet es kostbare Versuchstiere sind, um mich von den bei Mitteilung der Befunde wiederholt verwerteten intra-uterinen Verhältnissen zu überzeugen. In meiner ersten Arbeit [9] ist auf Taf. XIII Fig. 6 und 6a eine Larve aus dem Uterus eines spätgeborenen *Maculosa*-Weibchens abgebildet, die indessen innerhalb der neuen Fortpflanzungsbedingungen einem Erstlingswurfe angehörte.

Die in vorliegender Arbeit auf Taf. I Fig. 7 und 7a abgebildete

Larve wurde aber am 12. November 1906 dem Uterus eines Feuersalamanderweibchens entnommen, welches bereits zum drittenmal, seit es völlig an den Wassermangel angepaßt war, trächtig ging. Hinsichtlich ihrer Kiemen geht die Adaption an das intra-uterine Leben entschieden weiter als bei der früher abgebildeten Larve: sie sind länger (der Mittelast mißt 7 mm), ihr Epithel ist überaus zart, ihr Pigment weniger entwickelt, so daß sie wegen des durchschimmernden Blutes graurötlich erscheinen. Hinsichtlich des Flossensaumes und der Färbung dieser Larve aber ist im Vergleich zu der früher abgebildeten eher ein Rückschritt zu verzeichnen: der Flossensaum ist ziemlich breit (was übrigens auch bei gleichalterigen Föten von *Salamandra atra* vorkommt) und die Färbung ist nicht die bei jener Larve konstatierte schwärzliche Embryonalfarbe, sondern ist hell graubraun mit dunkleren Flecken: ein Durchgangsstadium, welches dem biogenetischen Grundgesetze folgend das entsprechende Stadium der freilebenden Larve, wie es das betreffende Weibchen seinerzeit absolvierte und wie es dessen Vorfahren geliefert haben, wiederholt.

Was die Färbung und Zeichnung der spätgeborenen Feuersalamander anlangt, sind meine anfänglichen Erwartungen insofern nicht ganz erfüllt worden, als es zwar nach den ersten neugeborenen Vollsalamandern [9, Taf. XIII Fig. 7 und 8] zu urteilen, so schien, als solle die gelbe Zeichnung nach und nach reduziert werden und somit das Geborenwerden auf so spätem Stadium zu einer Erklärung für die völlig schwarze Farbe des Alpensalamanders führen, was sich aber bis nun nicht in vollem Maße bewahrheitet hat. Die neugeborenen Feuersalamander, wenngleich sie stets dunkler sind und weniger Gelb aufweisen (Taf. I Fig. 9) als frisch verwandelte nach einer im Wasser verbrachten Postembryonalentwicklung (Taf. I Fig. 8), bekommen doch später die normale Fleckung und sind dann von typischen Tieren durchaus nicht durch konstante Merkmale auseinander zu halten. In betreff der Artunterschiede zwischen *Salamandra atra* und *maculosa*, soweit sie auf der Körperfarbe beruhen, scheinen hauptsächlich andre, rein äußerliche Faktoren die Verantwortung zu tragen, deren genauere Verfolgung ich ebenfalls unternommen habe. Doch hierüber muß eine besondere Abhandlung Bericht erstatten. Eine gewisse Rolle an der Färbung wird man dem bezeichneten, übrigens auf die entsprechenden äußeren Einflüsse rückbeziehbaren inneren Faktor freilich nicht absprechen dürfen, denn die regelmäßige, wenn auch später vergehende Dunkelfärbung der als Vollmolche geborenen jungen Feuersalamander einerseits, sowie

ein später zu besprechender, im Larvenzustande geborener, dann metamorphosierter junger Alpensalamander mit gelber Sprenkelzeichnung anderseits, sprechen doch sehr zugunsten einer solchen Annahme.

Nach all diesen Versuchen, in denen die Fortpflanzungstätigkeit von *Salamandra atra* in niedriger und hoher Temperatur, von *Maculosa* in niedriger Temperatur beobachtet war, blieb noch die Frage nach dem Verhalten von *Salamandra maculosa* in möglichst hoher Temperatur unerledigt. Daß die gefangenen Erdsalamander beider Species und andre vivipare, poikilotherme Tiere in temperierten Räumen, wenn sie auch während des Winters in denselben belassen werden, das Bestreben zeigen, sich hinsichtlich der Gebärstadien zu verfrühen, wurde schon betont. Bereits bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (16 bis 18 Grad C.) gehen die Weibchen des Feuersalamanders, nachdem sie anfangs Larven von 25 bis 30 mm Länge geboren hatten, binnen zwei bis vier Trächtigkeitsperioden, also 1 bis 2 Jahren dazu über, wenigstens einen Teil dieser Larven, die dann nur 23 bis 25 mm lang sind, zu gebären, solange sie noch in der weiten, durchsichtigen Eihülle eingeschlossen sind, welche sie allerdings sofort oder nach wenigen Minuten durch Ausstrecken des Rumpfes zerreißen. Hierdurch ist aber erst ein Zustand erreicht, wie er auch in der Natur — im Tieflande, wo in der Regel alle, im niederen Hügellande, wo ein Teil der Larven noch in der Hülle steckt — häufig genug vorkommt [8, 13, 5].

Es wurde aber gleichfalls schon erwähnt, daß die Erdsalamander sehr hohe Wärmegrade aushalten, also eine beträchtliche Steigerung des die Frühgeburten verschuldenden Faktors gestatten. In Temperaturen bis zu 37 Grad C., wo sogar südliche Teichfrösche (*Rana esculenta* L., subsp. *ridibunda* Pallas) und südliche Laubfrösche (*Hyla arborea* L., var. *meridionalis* Boettger), aus deren Freileben man auf große Wärmeanpassung schließen mußte, zugrunde gehen [12, S. 563], lassen sich die Feuersalamander immer noch dauernd gesund erhalten. Nur muß die Gewöhnung allmählich erfolgt sein, und dürfen direkte Sonnenstrahlen keinen Zutritt zu ihrem Wohnbehälter erhalten.

Unvermeidlich ist es, die Salamanderterrarien in so hohen Temperaturen viel reichlicher als es sonst notwendig wäre, mit Feuchtigkeit zu versorgen, da hier auch eine viel intensivere Verdunstung stattfindet; fleißig sind Zerstäuber und Gießkanne zu handhaben, und ebenso ist ein geräumiges, wenn auch seichtes Wasserbecken unentbehrlich, in dem sich die Hitze-Salamander viel häufiger

und andauernder baden, als sie sonst zu tun pflegen. Ich betone dies, um gleichzeitig damit auszudrücken, daß an dem nun folgenden Resultat wahrscheinlich, neben der hohen Temperatur als Hauptfaktor, auch der sehr hohe Feuchtigkeitsgehalt, welcher sich ohne Preisgabe der Versuchstiere davon nicht isolieren läßt, mitschuldig ist, wie aus der Analogie mit dem Feuchtigkeitsversuch an *Salamandra atra* zu schließen.

Unter den soeben beschriebenen Versuchsbedingungen nun wird *Salamandra maculosa* eierlegend nicht allein in dem Sinne, daß die neugeborenen Larven noch von der dünnen Eihaut umgeben sind, die sie binnen wenigen Minuten sprengen (Ovoviviparität), sondern sie werden ovipar in dem strengen Sinne, daß die abgelegten Eier noch einer Nachreife von vielen (9 bis 16) Tagen bedürfen, bis sie die dann erst im Wasser lebensfähigen Larven aus sich entlassen. Zur Absolvierung dieser Nachreife müssen die Eier in gemäßigte Temperaturen zurückgebracht werden; bei über 30 Grad C. gelang es mir nicht, sie zu zeitigen.

Das Merkwürdigste daran ist aber, daß das Auskriechen der aus solch früh abgelegten Eiern stammenden Larven nicht etwa auf demjenigen, 23 bis 25 mm langen vierbeinigen Stadium erfolgt, auf welchem die Larven ovoviviparer Mütter die Hüllen sprengen, sondern schon auf einem viel früheren Stadium. Die aus den Eiern aus schlüpfenden Larven sind 12 bis 15 mm lang und besitzen erst das vordere Beinpaar; das hintere folgt erst einige Tage darauf. Es ist also diesbezüglich ein Übergang zu den Wassermolchen (Tritonen) geschaffen, deren Larven am Ende einer Nachreife von 12 bis 21 Tagen fußlos aus dem Ei schlüpfen, um dann erst, laut DÜRIGEN [3, S. 606] 4 bis 6 Wochen nach dem Verlassen des Eies, die vorderen Gliedmaßen zu bekommen, denen nach Verlauf einiger weiterer Wochen die Hintergliedmaßen folgen.

Genau die gleiche Erscheinung wie bei den freiwillig abgelegten *Maculosa*-Eiern, nämlich das Ausschlüpfen auf jüngeren Stadien, hatte ich schon früher an operativ entnommenen Eiern von *Salamandra maculosa* [9, S. 237] und *atra* [ebenda, S. 189], sowie an ins Wasser gelegten Eiern von *Alytes obstetricans* [10, S. 75] beobachtet.

Ein weiterer Unterschied ergibt sich auch in der Art des Ausschlüpfens: die vierbeinige, noch von der Eihaut umschlossene Larve befreit sich aus jener, sobald sie ins Wasser gelangt ist, aktiv durch Muskelbewegungen, indem sie den zusammengekrümmten Leib plötzlich kräftig ausstreckt. Die zweibeinige, im zeitig abgelegten Ei

liegende Larve hingegen wird frei, weil die Hüllen sich unter dem zersetzenden Einflusse des Wassers und der Reibung auf dem Substrate (steiniger Boden) allmählich auflösen. Sie bekommen schließlich Risse und klaffen so weit auseinander, daß die Larve taumelnd herausgleitet. Dort also findet aktives Befreien, hier passives Freiwerden statt. Ganz analoge Verhältnisse waren ja auch beim Ei von *Alytes* und *Hyla*, je nachdem es sich im Wasser oder außer Wasser entwickelt, zur Beobachtung gelangt [10, S. 120—123].

Das in der Hitze freiwillig abgelegte Ei von *Salamandra maculosa* besitzt die Gestalt einer Kugel (Durchmesser recht konstant 8,5 bis 9 mm) mit einer unbedeutenden Abflachung dort, wo es dem Grunde aufliegt; es ist nämlich schwerer als Wasser und sinkt unter. Es ist aber so elastisch, daß sich, in andre Lage gebracht, die erste Abflachung sofort wieder zur Kugelfläche rundet und einer Abflachung an anderer Stelle Platz macht. Ein Drittel des Kugellinneren ist von schmutziggelbem Dotter ausgefüllt und undurchsichtig: dieses Kugelsegment ist es, welches wie beim Froschei vermöge seines größeren Gewichtes nach unten zu orientiert ist und dem Boden aufliegt. Die übrigen zwei Drittel sind, ungeachtet die Hülle hellgrau bereift ist, ziemlich durchsichtig, so daß man den sehr dunklen, fast schwarzen Embryo deutlich in gebogener Stellung auf der Dottermasse liegen sehen und seinen Kopf mit den Kiemen, den Schwanz und den After unterscheiden kann (Taf. I Fig. 1).

Abgesehen von unentwickelt bleibenden Abortiveiern, die sich, wie aus vorstehender Beschreibung der normale Larven liefernden Eier hervorgeht, von diesen durch ihr teratologisches Aussehen sofort unterscheiden lassen, — abgesehen also von den Abortiveiern kommt auch das Ablegen gesunder Eier in niedrigeren Temperaturen, etwa bei 18 bis 20 Grad C., ausnahmsweise vor. Ich erlebte es ein paar-mal, daß hier unter einer größeren Anzahl ausschlüpfreifer oder selbst schon ausgeschlüpfter vierbeiniger Larven ein oder zwei derartige junge Eier mit enthalten waren, die sich nachher im Brutrog ruhig weiterentwickelten [vgl. auch 9, S. 238 ff.].

Auch in den Hitzekulturen habe ich es übrigens anderseits noch nicht so weit gebracht, daß bei einer Geburt nur jene jungen Eier geliefert wurden; stets waren auch ausschlüpfreife (und zwar in der Hülle vierbeinige) Larven dabei. Während diese aber dort — in gemäßigter Temperatur — sich in der weitaus überwiegenden Mehrzahl befinden, bilden sie hier — in der ganz hohen Temperatur — die Minderzahl.

Hier wie dort vermag man, wie auch HUNTINGTON [8] erfuhr, bei den Weibchen manchmal dadurch, daß man sie plötzlich in eisgekühltes, oder sogar nur in frisches Leitungswasser von höchstens 7 Grad C. setzt, sie also sozusagen »abschreckt«, unmittelbar Geburtswehen und das Abgeben von Frühstadien auszulösen, — ein Mittel, das ich übrigens nicht oft anwandte, da es den ganzen Plan und den ruhigen Gang meiner Dauerversuche eher zu stören als zu fördern geeignet ist.

Kürzlich gelang es mir noch, durch »Abstreichen« trächtiger Feuersalamanderweibchen das Eierlegen herbeizuführen, ein Experiment, das freilich oft mißlang, wodurch aber trotzdem erwünschte Analogie zu demjenigen Experiment mit Alpensalamandern hergestellt wurde, wo ich auf sanft massierende Bewegungen hin Larven statt der Vollmolche bekommen hatte.

Wie bei Unterbringung der larvengebärenden *Salamandra atra* und vollmolchgebärenden *Salamandra maculosa* nach der ersten oder zweiten Früh- beziehungsweise Spätgeburt mit der Intensität der Versuchsbedingungen nachgelassen werden darf, ohne daß die erwähnte Fortpflanzungsveränderung innerhalb der nächsten Fortpflanzungsperioden sich verliert oder selbst nur erheblich zurückgeht, kann man auch *Salamandra maculosa*, nachdem sie in der Hitze angefangen hat Eier zu legen, wieder in gemäßigte Temperaturen zurückbringen, ohne daß die Oviparität im Laufe der nächsten Laichzeit eine beträchtliche Einschränkung erfährt.

IV. Vererbung der Fortpflanzungsveränderung.

Schon als ich meine erste Abhandlung über Salamander [9] dem Druck übergab, war es mir gelungen, eine Anzahl der unter abweichenden Bedingungen geborenen jungen Erdmolche bis zu jenem Zeitpunkte und bis zu jener Wachstumsgröße aufzuziehen, wo man ihre Geschlechtsreife hätte voraussetzen und von ihnen Nachkommenchaft hätte erwarten dürfen. Über diesen Erfolg in der Aufzucht hatte ich an zitierter Stelle [9, S. 230] mit folgenden Worten berichtet:

»Es wäre nun besonders interessant, eine zweite Generation heranzuziehen und sie bezüglich ihrer Fortpflanzung und ihres sonstigen Verhaltens zu prüfen. Das Aufziehen der jungen Salamander ist zwar spielend leicht: wie im technischen Teil angegeben, lassen sie sich an ein Ersatzfutter in Gestalt von rohen Fleischfasern gewöhnen.

Bei reichlicher Nahrung wachsen die Jungen schnell heran und haben schon in zwei Jahren die Größe eines geschlechtsreifen Tieres, welches nach meinen Erfahrungen stets mindestens vierjährig ist, erreicht.«

Als trotz sorgfältigster Pflege die herangewachsenen jungen Salamander keinerlei Anstalten trafen, sich zu begatten, entschloß ich mich, einige von ihnen zu öffnen. Nun erblickte ich klar die Ursache ihrer Sterilität, welcher Ursache ich am angegebenen Orte [9, S. 231] mit folgenden Worten Ausdruck verliehen hatte:

»Allein die Genitalien halten mit diesem schnellen Wachstum nicht Schritt, werden auch später nicht funktionsfähig. Sie sind ganz verkümmert und von einem ungeheuer großen Fettkörper begleitet. Läßt man das Ersatzfutter beiseite und füttert mit Regenwürmchen, Schnecken und Insektenlarven, hält die Tiere auch im Ganzen knapp, so wird dadurch nichts erreicht, als daß das Wachstum sich verlangsamt und nun ungefähr dem in Freiheit obwaltenden Wachstum gleichkommt, ferner, daß die Geschlechtsorgane nicht so verfetten. Da sie aber trotzdem kollabiert sind, können sie niemals in Aktion treten. Ich beabsichtige, die spätgeborenen jungen Feuersalamander in eigens dazu eingerichteten, großen gemauerten Freilandterrarien zu halten und hier ganz sich selbst zu überlassen, vielleicht wird dann die zweite Generation zeugungsfähig.«

Es ist höchst bemerkenswert, wie sehr die von SCHULTZ [16, S. 721] auf Grund seiner Versuche an Planarien und *Hydra* ausgesprochene Ansicht von der Beziehung zwischen Ernährungszustand und Geschlechtstätigkeit auch hier zu Recht besteht; folgende Ansicht nämlich: »Es existiert jedenfalls ein Zusammenhang zwischen Hunger der Gewebe und Geschlechtsreife, ja sogar umgekehrt zwischen Fettbildung (also Überschuß an Reservematerial) und Geschlechtslosigkeit, wie die Fettbildung bei Kastration beweist.« Denn schuldtragend an der sexuellen Impotenz der glücklich großgezogenen Salamander war doch nur, nach allem was ich beobachtet habe, ihre unzureichende, namentlich im Verhältnis zu dem relativ geringen, ihnen in den Zimmerterrarien zu Gebote stehenden Bewegungsraum viel zu reichliche Ernährung.

Um nun den bezeichneten Übelstand zu vermeiden, wurde während des Vorfrühlings 1905 im Garten der Biologischen Versuchsanstalt an den Bau von vier »Freilandterrarien« geschritten, die sich als ganz vorzügliche Zuchtzwinger in allen Fällen erwiesen haben, wo die Weiterzucht geschlechtsreifer Tiere oder die Aufzucht junger

Tiere in Behältern des Gebäudeinneren versagte. Eine genauere Beschreibung der nach meinen Angaben hergestellten Zwinger soll an andern Orte erfolgen; hier will ich nur kurz das Notwendigste über deren Einrichtung sagen, soweit es für die Beurteilung der jetzt darzustellenden Versuche von Wert erscheint.

Die Freilandterrarien sind große, rechteckige, $4\frac{1}{2}$ m lange, 3 m breite, 1,10 bis 1,20 m tiefe Gruben, deren Boden und Wände glatt ausbetoniert sind. Nahe ihrem oberen, in der Höhe des Erdbodens liegenden Rand läuft ringsherum ein 20 cm breiter, abwärts gebogener, am freien Saum noch mit einem runden Wulst versehener Blechstreifen, von welchem Tiere, die trotz der senkrechten, sorgfältig ausgeglichenen Betonwände etwa noch emporklettern könnten, abgleiten und am Entweichen verhindert werden. Der obere Rand jedes Freilandterrariums bildet ferner noch ein stufenförmiges Gesims, auf welchem erforderlichen Falles (z. B. im Winter) Mistbeetfenster oder Bretter aufrufen können, die dann das Terrarium oben zudecken und gänzlich verschließen.

Der Boden jedes Terrariums ist, wie aus der zuvor angegebenen Tiefendimension erhellt, nicht gleichmäßig tief, sondern dacht sich in einem Winkel von 10 Grad nach der einen Schmalseite hin ab und senkt sich schließlich in 1 m Entfernung von der betreffenden Mauer in steilerem Winkel in ein $\frac{1}{2}$ m tiefes, halbkreisförmiges, mit einstellbarem Abflußrohr versehenes, aus der Hochquellenleitung von oben her gespeistes Wasserbassin hinab.

Die innere Ausstattung der Freilandterrarien besteht in einem Humusbelag, auf welchem eine aus Gras- und Moosrasen, krautigen, breitblättrigen und strauchigen Gewächsen bestehende Pflanzendecke angesiedelt wurde. Knapp vor dem Wasserbassin macht der Humus einer Sand-, Kies- und Schotterbank Platz, die als Drainage dient, d. h. welche bewirkt, daß das Regenwasser keine Erdteilchen ins Bassin hineinschwemmt und es dadurch trübt, sondern rein in dieses abfließt. Diejenige Ecke neben dem Bassin, in welche das Wasserleitungsrohr ins Terrarium mündet, wird von einem hochgeschichteten Haufen größerer Steinblöcke eingenommen, in deren Ritzen Succulenten und Farne wachsen, welche letztere so angebracht sind, daß sie beim Aufdrehen des Wasserleitungshahnes vom einfallenden, die Steingruppe als Wasserfall passierenden Strahl benetzt werden. — Einzelne große Steine, sowie morsche Baumstrünke und Rindenstücke sind auch anderweitig über den Boden des Freilandterrariums verstreut.

An Futter ist in diesen Behältern kein Mangel: schon die Menge der von vornherein mit der Bodenfüllung eingeschleppten Insekten, Würmer und Nacktschnecken ist sehr groß; sie wird dadurch vermehrt, daß sich erstens diese anfänglich eingeschleppten Tierchen, soweit sie nicht den räuberischen Versuchstieren zum Opfer fielen, fortpflanzen, zweitens dadurch, daß noch nachträglich viele Kleintiere in die Freilandterrarien, welche wie riesige Fallen wirken, hineinstürzen oder freiwillig einwandern; drittens endlich wird auch gefüttert, und zwar hauptsächlich mit Regenwürmern, von denen man täglich eine tüchtige Handvoll in jedes Terrarium hineinwirft.

So sind die Zwinger beschaffen, von denen ich in zwei am 12. Mai 1905 je 13 infolge Wassermangel spätgeborene *Salamandra maculosa*, in die übrigen zwei am selben Tage 13 bzw. 14 infolge reichlicher Wassergewährung frühgeborene *Salamandra atra* einsetzte, und zwar nur Männchen und Weibchen der gleichen Versuchsgattung zusammen. Die Tiere waren damals alle so ziemlich gleichmäßig $2\frac{1}{4}$ Jahr alt und somit bestimmt noch nicht geschlechtsreif. Sie hatten aber schon geraume Zeit unter den zuvor geschilderten, der Geschlechtstätigkeit ungünstigen Bedingungen (Überernährung, Bewegungsmangel) gelebt, so daß es zweifelhaft schien, ob sie überhaupt jemals fortpflanzungsfähig werden würden. Doch gab ich die Hoffnung nicht auf, daß ihre Übertragung ins Freie noch rechtzeitig geschehen sei, um sie die Folgen des Gefangenschaftslebens überwinden zu lassen. Wie sehr die Maßregel, die jungen Salamander in Existenzbedingungen zu bringen, die denen des Freilebens fast gleichkamen, sich neuerdings rechtfertigte, ging daraus hervor, daß etliche im Gebäude zurückbehaltene Geschwister jener ausgesetzten Feuer- und Mohrensalamander bis zum heutigen Tage keinerlei Sexualgelüste an den Tag gelegt haben.

1. Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa*.

Wie ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung [11, S. 100] kurz berichtete, erfüllte sich meine Hoffnung, daß das Aussetzen der jungen Salamander, die schon $2\frac{1}{4}$ Jahre in Zimmerbehältern gelebt hatten, noch nicht zu spät erfolgt sei, zunächst bezüglich *Salamandra maculosa*.

Im Sommer 1906 waren diese $3\frac{1}{2}$ Jahr alt geworden, und ich fand am 2. August einige Weibchen in den Freilandterrarien derart hochträchtig vor, daß ich von ihnen Geburten demnächst erwarten zu müssen glaubte. Um die Nachkommenschaft, deren Entwicklungsstadium sofort nach der Geburt festzustellen von größtem Interesse

war, in den großen, schwer kontrollierbaren Freilandterrarien nicht etwa zu übersehen, setzte ich die trächtigen Weibchen nunmehr zum Zwecke ständiger Beaufsichtigung in zwei Zimmerterrarien, wovon ich das eine natürlich mit einem entsprechenden Wasserbecken ausstattete, um zu sehen, ob trotz Darreichung des Wassers ein spätes Gebären stattfinden würde, — das andre aber ohne Wasserbecken beließ und nur mäßig feucht hielt, um eine Fortwirkung derjenigen Bedingungen herzustellen, unter welchen die Elterntiere der jetzt trächtigen Salamander vollmolehgebärend geworden waren.

Es erfolgten bis heute vier Geburten aus ebensovielen weiblichen Individuen, drei in dem Terrarium mit Wasserbecken, eine im Terrarium ohne Wasserbecken; jede dieser Geburten fiel verschieden aus und bietet Anlaß zu besonderen Feststellungen, so daß eine Detailbesprechung sich als notwendig erweist.

1. Wurf (7. August 1906). Fünf Junge (Taf. I Fig. 3 und 3a) kamen als kiementragende, schwanzsaumbewehrte Larven zur Welt und wurden ins Wasserbecken abgesetzt; aber als Larven, die in ihrer Entwicklung sehr vorgeschritten waren. Sie besaßen eine durchschnittliche Totallänge von 45 mm, statt wie bei normalen Larven, 25 mm; ihre bereits stark reduzierten Kiemen behielten sie nur noch bis zum 16. August, an welchem Tage sie, soweit sie nicht nach ihrer Geburt konserviert worden waren, ans Land krochen und ihre Metamorphose vollendeten. Die geringe Individuenzahl des Wurfs bezeugt, daß die übrigen Eier der Ovulationsperiode nicht zur Entwicklung gelangt sind und jedenfalls als Dotterbrei für die intrauterine Ernährung der großen Larven Verwendung gefunden hatten.

Auffallend ist an diesen Larven der sehr große Kopf mit stark vorspringenden Augen, der den Tieren ebenso wie ihren Körperstellungen ein embryonales Gepräge verleiht. Auch die Färbung und Zeichnung war abweichend von dem, was ich sonst bei Larven gleicher Größe wahrgenommen habe: ein sehr helles Taubengrau mit großen, in nicht ganz regelmäßigen Längsreihen angeordneten schwärzlichen Flecken und ohne Spur der späteren — und, wie ich hinzufügen kann, auch nach Erlangung der endgültigen Gestalt sehr spät aufgetretenen — Gelbfärbung, abgesehen von je einem schwach gelblich angehauchten Fleck auf den Extremitätenansätzen.

Auffallend ist auch noch die bedeutende Gesamtkörpergröße dieser Larven; sie findet teilweise ihre Erklärung darin, daß das betreffende Muttertier, von der Schnauzen- zur Schwanzspitze 264 mm messend, ein Riesenexemplar seiner Art genannt werden muß. Trotz-

dem waren die aus den großen Larven hervorgegangenen Vollsalamander knapp nach ihrer Metamorphose kleiner als ein normaler frischverwandelter Salamander; jene waren durchschnittlich 43,5 mm lang (die Verkleinerung gegenüber der Larven-Durchschnittgröße ist die Folge von Resorptionen larvalen Gewebes, welche mit der Metamorphose einhergehen), diese pflegen mindestens 45 mm, oft auch bis zu 56 mm lang zu sein.

2. Wurf (in der Nacht vom 18. auf den 19. Dezember 1906). Zwei Junge (Taf. I Fig. 4 und 5) kamen zur Welt, welche abermals als vorgeschrittene, aber im Vergleich zum 1. Wurf doch etwas jüngere Larven ins Wasser abgesetzt wurden. Die eine davon, ein partieller Albino, war unmittelbar nach der Geburt 40 mm lang, die zweite, ein sehr dunkel pigmentiertes Exemplar, maß 41 mm. Die Kiemenbüschel dieser beiden Larven waren noch in voller Entwicklung, ja sogar erheblich länger als bei normalen Larven gleichen Stadiums, zeigen typisch den Bau der an intra-uterine Respiration angepaßten Kieme und erfuhren erst im Laufe einiger Tage die gewöhnliche Adaption an die Erfordernisse der Wasseratmung. Das dunkelfarbige Exemplar wurde konserviert, während der Albino noch bis zum 18. Mai 1907 lebte und sich innerhalb dieser Zeit nicht verwandelte. Leider ging das schöne Tier zufolge eines Versehens seitens des mit seiner Wartung betrauten Dieners am genannten Tage plötzlich ein.

Daß sowohl in Wurf Nr. 1 als auch in Wurf Nr. 2 eine Vererbung der erworbenen Eigenschaft stattgefunden hat, ist nicht zu bezweifeln. Doch ist die in experimentell aufgezwungener Fortpflanzungsveränderung bestehende Eigenschaft in einem abgeschwächten Grade wieder aufgetreten. Daß die Abschwächung beim 2. Wurf, der um $4\frac{1}{2}$ Monate später zur Welt kam als der 1. Wurf, eine beträchtlichere war, erscheint nicht als Zufall, um so weniger, wenn wir noch das allerdings sehr komplizierte Ergebnis des folgenden Wurfs, Nr. 3, mit zu Rate ziehen. Vielmehr ist ein langsames Zurückgreifen auf den alten, ursprünglichen, normalen Fortpflanzungstyp der Art im Gange, je länger die Tiere, denen die Anpassung an Wassermangel erblich überkommen war, sich in die normalen Bedingungen rückversetzt finden.

3. Wurf (in der Nacht vom 1. auf den 2. Mai 1907). Vier Junge (Taf. I Fig. 6 und 6a) kamen als kleine kiementragende Larven zur Welt, wurden aber nicht in Wasser, sondern weit davon ans trockene Land abgesetzt. Obwohl diese Larven nur eine Länge

von 26 mm hatten, somit bezüglich ihrer Größe normal geborenen Larven (Fig. 2) gleichgestellt werden können, waren ihre Kiemen gleich bei der Geburt rudimentär; ihr Rumpfquerschnitt, der bei normalen Larven von oben nach unten zusammengedrückt erscheint, ist walzenrund; ihr Kopf ist in die Länge gestreckt, schmal, was im Verhältnis zu normalen Larven namentlich an dem engen Interorbitalraum (Fig. 6a und 2a) in die Augen fällt. Diese merkwürdigen Larven erwiesen sich eines aquatilen Lebens, wie es normale Larven führen, als unfähig. Jedenfalls ihrer rudimentären Kiemen halber, an denen fast nur die Kiemenkörper gleich kurzen, dünnen Stiften, kaum aber die Kiemenfäden ausgebildet sind, ertrank eine Larve, als ich sie in mehrere Zentimeter tiefes Wasser setzte, während die übrigen in demselben Gefäße zwar auch leblos wurden, sich aber, herausgenommen, bald wieder erholten. Nun wurde von diesen übrig gebliebenen Larven die eine außer Wasser, in feuchtem Moose, die zwei andern in einer nur 2 bis 3 mm hoch mit Wasser gefüllten, sonst leeren, schiefgestellten Glasschale zu halten versucht. Beide Versuche gelangen: die Larven blieben sowohl im bloß feuchten Medium als auch im Wasserminimum, das kaum ihre Leiber benetzte, am Leben, nahmen sehr rasch (schon vom 10. bis 13. Mai an) die Färbung des metamorphosierten Feuersalamanders an und waren am 26. bzw. 28. Mai 1907 vollständig verwandelt, dabei aber beträchtlich kleiner als normal verwandelte Salamanderjunge, die ja aber auch mehrere Monate, statt bloßer 4 Wochen, hierzu benötigen. Ihre Länge betrug nämlich 29 mm, diejenige normaler Vollsalamander beträgt 45 bis 56 mm.

Anfangs, als diese Larven eben geboren waren, dachte ich daran, daß bei dem eben besprochenen merkwürdigsten Wurf eine scharfe Scheidung der zu vererbenden erworbenen Merkmale stattgefunden habe: nur die reine Instinktvariation, das Gebären auf dem Lande, sei vererbt worden, nicht aber das Entwicklungsstadium der neugeborenen Tiere, bezüglich dessen eine Rückkehr zum ursprünglichen Normalzustand vor sich gegangen sei. Bald aber auf das morphologische Aberrieren der Larven aufmerksam geworden, lehrte mich deren weiteres unregelmäßiges Verhalten in ihrer postembryonalen Entwicklung, daß doch wohl noch andre Komplikationen, die auf Vererbungsprozesse der aufgezwungenen Fortpflanzungsveränderung zurückgehen, auch abgesehen von der Instinktvariation, bei der in Rede stehenden Nachkommenschaft im Spiele sind.

Unwillkürlich gemahnt auch das plötzliche Auftreten einer stark

abweichenden, ökologisch sich von der Norm grundverschieden verhaltenden Larvenform an den mit dem Namen *Mutation* bedeutsam gekennzeichneten Vorgang; doch wird man einstweilen noch Bedenken tragen müssen, den Tatbestand dahin aufzufassen. Die jungen Salamander sind übrigens, kräftig herangewachsen, heute von Normaltieren nicht mehr zu unterscheiden, allerdings von Normaltieren, die weit weniger lange auf die Absolvierung ihrer Metamorphose zurückblicken.

4. Wurf (in der Nacht vom 7. auf den 8. Juni 1907). Dieser Wurf betrifft ein Weibchen, welches gleich nach seiner Entnahme aus dem Freilandterrarium in ein Zimmerterrarium ohne Wasserbecken gesetzt worden war, also in diejenigen Bedingungen, unter denen seine Mutter die Eigenschaft habituellen Vollmolchgebärens angenommen hatte.

Es kamen zwei Junge zur Welt, die, ohne auch nur den geringsten Rest von Kiemen und Flossensaum aufzuweisen, ihre Verwandlung vollständig hinter sich hatten. Ihre Länge von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze betrug 40 und 41 mm. Ihre Grundfarbe war zunächst noch dunkel graubraun, auf dem Rücken fast schwarz, die spätere intensive Gelbfärbung noch verwaschen und mit den irisierenden Pigmentkörperchen der Larve durchsetzt. Schon nach etwas über einer Woche aber hatten sie ganz das charakteristische Aussehen der Alten.

Hier ist also keine Abschwächung des erworbenen Merkmales eingetreten, sondern es ist eher eine Steigerung insofern zu verzeichnen, als die Elterntiere der jetzt gebärenden Weibchen alle noch mehr als zwei Junge geworfen hatten, während hier — ob für immer ist allerdings noch fraglich — die Zweizahl wie beim Alpensalamader erreicht erscheint.

Die Steigerung des Merkmales ist natürlich der Fortdauer des jenes Merkmal hervorrufenden äußeren Faktors, des Wassermangels, zuzuschreiben. Die vorübergehende Darbietung einer Wasseransammlung (in den Freilandterrarien) vermochte daran nichts zu ändern, weil sie zum größten Teile in die Periode geschlechtlicher Unreife fiel und die neuen Bedingungen, die schon das Elterntier beeinflusst hatten, ziemlich zu Anfang der ersten Trächtigkeitsperiode neuerdings einsetzten. Und da, wie aus den vorbesprochenen Geburten zur Genüge hervorgeht, der Trieb zum Spätgebären ohnehin schon erblich überkommen war, war es auch möglich, die Anpassung an jene neuen, für das Spätgebären sowohl anfänglich verantwortlichen

als auch die schon ererbte Tendenz dazu neuerdings stärkenden Bedingungen gleich bei der ersten Geburt zur höchsten Vollendung zu bringen. —

Wer der Darstellung meiner Versuche bis hierher gefolgt ist, wird vielleicht nachstehenden Einwand erwägen: liegt dem Feuersalamander nicht überhaupt die Tendenz inne, seine Jungen von einer Trächtigkeitsperiode zur andern auf immer späteren Stadien zu gebären, etwa vermöge autonomer Zielstrebigkeit, oder etwa vermöge beliebiger ungekannter, sich in Gefangenschaft einstellender und daher auch in der zweiten Generation unkontrolliert fortwirkender Bedingungen? Hierauf sei als Entgegnung an meine in vorliegender Abhandlung bereits ausgesprochene Beobachtung erinnert, daß bei diversen poikilothermen Lebendgebärem eher, wenn man den Dingen ihren Lauf läßt, die umgekehrte Tendenz, Verfrühung der Gebärstadien, anzutreffen ist. Dies beweisen meine zahlreichen Kontrollzuchten zur völligen Evidenz; ebenso werden die nun zu beschreibenden Zuchtergebnisse bei *Salamandra atra* dartun, daß es sich nur um Vererbung eines erworbenen Charakters, nicht um eine zufällig gleichsinnig fortschreitende, spontane Transformation handeln kann.

2. Nachkommen der frühgeborenen *Salamandra atra*.

Seit Veröffentlichung der zitierten vorläufigen Mitteilung [11] hat sich auch das erwartete Resultat an *Salamandra atra* bereits eingestellt. Bis jetzt sind zwei Geburten erfolgt, welche die Vererbung der erworbenen Eigenschaft in aller wünschenswerten Deutlichkeit zum Ausdruck bringen.

1. Wurf (25. April 1907). Zwischen 6 und 7 Uhr nachmittags kamen im Wasserbecken zwei lebende Junge (Fig. 10) zur Welt, ein drittes wurde in der darauffolgenden Nacht tot geboren. Alle drei sind Larven, die ihrer Größe nach zu urteilen den intra-uterinen Dottervorrat vor Verlassen des Uterus schon verzehrt haben mußten, also SCHWALBES »drittem Stadium« angehören. Ihre Totallänge knapp nach der Geburt betrug 40 bzw. 33 (die lebendigen) und 37 mm (die totgeborene Larve).

Die Kiemen sind stark entwickelt (Fig. 10), aber nicht entfernt so lang (8—9 mm) wie bei Larven gleichen Stadiums, die im Uterus verbleiben (bis 22 mm). Auch liegen im Vergleich zu diesen die Kiemen von vornherein nicht mehr so enge dem Leibe an [9, Taf. XIII, Fig. 1], sondern von dem Momente, als die uns jetzt beschäftigenden Larven ins Wasser gelangen, sind sie schön seitlich ausgebreitet und

den Bewegungen des Tierchens nicht hinderlich, nehmen also sofort diejenige Haltung an, wie sie bei den Kiemen herausoperierter Larven sich meist erst im Laufe einiger Tage, selten schon mehrerer Stunden, einstellt. Endlich ist auch der feinere Bau der in Rede stehenden Larvenkieme ein anderer als beim normalen Fötus von *Salamandra atra*: ohne zunächst den Bau einer intra-uterinen Kieme zu verleugnen, ist der Kiemenkörper kräftiger, von minder flachem Epithel bekleidet, die Kiemenfäden minder dünn; auch kleben diese nicht aneinander. Zeigt sich hierdurch schon das Kiemengewebe der neugeborenen Larve für eine im Wasser zu verbringende Postembryonalentwicklung besser vorbereitet, so geht die völlige Adaption an die Erfordernisse der Wasseratmung dementsprechend rascher vor sich. Schon nach einigen Stunden ist die anfangs korallenrote Farbe blasser geworden, und binnen längstens 12 Stunden ist eine weitere Verkürzung durch Resorption (nicht etwa durch Abbröckeln, wie es bei herausgeschnittenen Larven so oft vorkommt) und Verdickung, sowie Pigmentvermehrung vor sich gegangen, welche Prozesse die Kiemen schließlich derjenigen einer *Salamandra maculosa*-Larve sehr ähnlich machen.

Der Flossensaum war bei den neugeborenen Larven zwar nur 1½ mm breit, verbreiterte sich aber im Verlaufe ihres Wasserlebens auf das Doppelte jener Dimension. Daß das hierdurch geschaffene Schwanzruder auch wirklich funktioniert, ist unschwer an den viel häufigeren, lebhafteren und geschickteren Schwimmbewegungen dieser Larven zu ersehen.

Die erworbene Eigenschaft hat hier bei ihrem Wiederauftreten nur insofern eine Abschwächung erfahren, als eine Rückannäherung an die geringe Zahl der von *Salamandra atra* normalerweise gezeitigten Nachkommenschaft stattgefunden hat: es sind nur drei Larven geboren worden, von denen wahrscheinlich der eine Uterus zwei, der andre eine Larve geliefert hatte, somit nur in dem einen Uterus um eine Larve die Norm übersteigend. Die Großmutter dieser Larven hingegen hatte bei jenem Wurf, der ihre Mutter mit enthielt, eine größere Anzahl, nämlich sechs Larven zur Welt gebracht.

Am 27. Mai vormittags trat plötzlich bei dem größeren der beiden überlebenden Exemplare des 1. Wurfes eine starke Resorption der Kiemen ein, und es verlangte aus dem Wasser zu kommen. Hierzu wurde ihm Gelegenheit geboten. Abends waren nur noch weiß gewordene abgestorbene Stümpfchen der Kiemen zu sehen. Am 28. Mai früh waren auch diese verschwunden, aber die Kiemenspalten standen noch offen; am Nachmittage des 28. Mai waren letztere von einer

feinen, weißen, atlasglänzenden Haut überwachsen, die Metamorphose also vollendet (Fig. 11). Die andre überlebende Larve hat sich, während ich diese Zeilen schreibe, immer noch nicht verwandelt. Die dritte, totgeborene, wurde konserviert und dient als Beleg.

Auffallend ist es, daß das aus einer freilebenden Larve hervorgegangene, frisch verwandelte Salamanderjunge mit seinen 44 mm Totallänge entschieden größer ist, als normalgeborene, aus einer intra-uterinen Larve hervorgegangene Salamanderjunge (Fig. 12), welche meinen Erfahrungen nach höchstens 38 bis 40 mm lang werden. Daß sich *Atra*-Larven, die ihre Postembryonalentwicklung im Wasser durchgemacht haben, auf einem ansehnlicheren Größenstadium metamorphosieren als solche, die ihre Postembryonalentwicklung im Uterus absolvierten, ist eine von mir an allen Exemplaren konstant beobachtete Erscheinung, der ich allgemeine Gültigkeit zuschreiben darf.

Nicht minder gilt ja Analoges von *Salamandra maculosa*: diejenigen jungen Tiere, welche bis zur Erreichung des Vollmolchstadiums von mütterlichen Tieren im Uterus getragen werden, sind erheblich kleiner als jene, welche die hierfür normalerweise zu veranschlagende Zeit als freie Larven im Wasser verlebt haben. Aber auch diejenigen, welche, wie bei den vorhin besprochenen Würfen Nr. 1—3 von *Salamandra maculosa*, als vorgeschrittene Larven geboren wurden und vor ihrer Metamorphose nur noch kurze Zeit im Wasser leben, sind frisch metamorphosiert etwas kleiner als Normaltiere, wenngleich größer als schon in verwandeltem Zustande neugeborene Tiere. Dies gilt, wie gesagt, sogar für die sehr großen *Maculosa*-Larven in Fig. 3, denn man muß, um die Größe des vollends ausgebildeten Salamanderjungen herauszubekommen, noch einige Millimeter von der Größe verwandlungsreifer Larven subtrahieren, welche auf die gelegentlich der Umwandlung eintretende Resorption larvalen Gewebes entfallen: die frisch metamorphosierten Amphibien sind stets kleiner, als die knapp vor der Metamorphose stehende Larve.

Den spezifischen Größenunterschied zwischen *Salamandra atra* und *maculosa* aber werden wir, außer auf die bereits von mir vorgebrachten andern Ursachen [9, S. 257], auch auf die Art und das Medium ihrer postembryonalen Entwicklung zurückführen dürfen.

2. Wurf (in der Nacht vom 2. auf den 3. Mai 1907). Fünf Junge kamen zur Welt, alle lebend und lauter ins Wasser abgesetzte Larven, die den intra-uterinen Dottervorrat vor Verlassen des Uterus noch nicht aufgezehrt hatten, also SCHWALBES »zweitem Stadium«

angehörten; denn erstens ging zugleich mit der Geburt noch ziemlich viel Dotter ab, zweitens betrug die Totallänge der Tiere knapp nach der Geburt nur 21, 22, $22\frac{1}{2}$, $22\frac{2}{3}$ und 23 mm, — Dimensionen, welche in Anbetracht des Größenverhältnisses von *Salamandra atra* zu *Maculosa* ganz denen entsprechen, mit welchen normalerweise die *Maculosa*-Larven geboren werden (nämlich mit 25 bis 30 mm).

Während bei Larven zweiten Stadiums, die ich künstlich herausoperierte [9, S. 191—193], eine Reinigung von dem ihnen anhaftenden zähen Dotter vonnöten war, viele Mühe verursachte und öfters tötliche Verletzungen verschuldete, zeigte sich der Dotter bei den freiwilligen Geburten nicht von so klebriger Beschaffenheit, sondern entließ die in ihm eingebettet gewesenen Larven in aller wünschenswerten Reinheit. Während es ferner bei den auf so frühem Stadium herausoperierten Larven nötig gewesen, sie mit Dotterfasern zu füttern, da sie konsistentere Nahrung (kleine Würmer) noch nicht vertrugen [9, S. 192], so erwiesen sich die gleichalterigen, aber freiwillig geborenen Larven in dieser Hinsicht wiederum besser vorbereitet, indem sie die ihnen gereichten Bachröhrenwürmer (*Tubifex*) anstandslos verdauten.

Hinsichtlich ihres äußeren Habitus ist nichts weiter zu sagen, als daß sie die hellfarbigsten *Atra*-Larven sind, die ich je gesehen, ohne dabei etwa albinotisch zu sein: sie besitzen einen zarten lichtgrauen Farbenton, mit fleischrotem Anflug längs der Vertebraallinie und der Lateralfurchen: dunkelgraue und bräunliche Wolkenzeichnungen unterbrechen diesen Grund auf der Oberseite, während auf der Unterseite das hier noch mehr aufgehellte Grau allein herrschend ist und durch metallischen Schimmer gehoben wird. — Kiemen und Flossensaum zeigen dieselben Gestaltungen, wie ich sie beim vorigen Wurf beschrieben.

Vom 9. zum 10. Juni verwandelte sich eine von den Larven, verhältnismäßig also bald, während ihre Geschwister beim Niederschreiben dieser Zeilen noch nicht an Metamorphose denken. Jenes verwandelte Exemplar ist aber nun dadurch besonders merkwürdig, daß es nicht wie andre mir bisher untergekommene junge *Salamandra atra* einfarbig glänzend schwarz, sondern durch den Besitz einer hellgelben, schwach irisierenden, in kleinen Streifen, Punkten und Flecken auftretenden Sprenkelung ausgezeichnet ist, die es bis heute noch nicht verloren hat! Also abermals ein Hinweis, daß jene äußeren Faktoren, welche den spezifischen Farbenunterschied von *Salamandra maculosa* und *Salamandra atra* verantworten, schon in Gestalt der abweichenden

Fortpflanzungsverhältnisse beteiligt und hier gleichsam als innerer Faktor wirksam sind. — —

Nach den vorgebrachten Beobachtungen erscheint die Frage, ob auch im Falle von *Salamandra atra* eine Vererbung der erworbenen Eigenschaft stattgefunden, beinahe überflüssig. Sie ist es nur nicht mit Hinblick auf die bereits ausgesprochene Tatsache, daß die *Atra*-Weibchen in Gefangenschaft zuweilen dazu inklinieren, ihre Jungen als Larven ins Wasser zu gebären. Wir haben gehört, daß dies unter dem Einflusse höherer Temperatur geschieht, der die Tiere jahraus jahrein ausgesetzt bleiben, indem man sie nicht in den ihnen gewohnten Winterschlaf verfallen läßt. Anderseits hält *Salamandra maculosa*, wenn sie ebenfalls an Überwinterung in temperierten Räumen gewöhnt wurde, ihre Jungen lange im Uterus zurück, wenn sie dann plötzlich wieder der kalten Jahreszeit in ungeheizten Räumen preisgegeben wird.

Nun erinnere ich noch daran, daß ebendasselbe — Haltung im Zimmer (bis zum Alter von $2\frac{1}{4}$ Jahren) und darauffolgendes Aussetzen in die zwar vor Frost geschützten, aber doch zur Winterszeit einem tiefen Temperaturabfall anheimgegebenen Freilandterrarien — sich mit den *Atra*-Weibchen begeben hatte, welche das gerade besprochene Ergebnis geliefert hatten. Fügen wir noch hinzu, daß die in einem zweiten Freilandterrarium kultivierte Kontrollzucht, abstammend von normalgebärenden Elterntieren, in einer Reihe von Geburten fortdauernd den ursprünglichen Zustand ihrer alpinen Heimat bewahrt, d. h. bei jeder Trächtigkeitsperiode je zwei Vollsalamander geboren hatte, so darf der Beweis für die Vererbung der erworbenen Eigenschaft auch in diesem Falle als erbracht gelten.

Nicht ausgeschlossen erscheint es hingegen, daß die Bedingungen der Freilandterrarien, welche ungeachtet des in ihnen obwaltenden Jahreszeitenwechsels im Vergleich zu den klimatischen Verhältnissen des Hochgebirges immerhin ein wesentlich milderes Klima darbieten, den jetzt noch vollmolchgebärenden Kontrollstamm mit der Zeit doch noch zum Larvengebären übergehen lassen können. Und trotzdem dies, wie gesagt, in der Kontrollkultur bis nun nicht zum Ausdruck gekommen, erscheint es mir denkbar, daß namentlich der zweite Larvenwurf in der Versuchskultur schon davon beeinflußt ist; denn nicht wie bei den Würfen von *Salamandra maculosa* zweiter Generation eine Abschwächung, sondern im Gegenteil eine Steigerung des erworbenen Charakters ist hier, im 2. Wurf von *Salamandra atra* zweiter Generation, wahrzunehmen: das Plus daran mag dem

wenn auch schwach fortwirkenden, dem Larvengebären günstigen Wärmefaktor zuzuerkennen sein.

Demselben Faktor ist es jedenfalls auch zu danken, wenn ich den angestrebten Nachweis schon mit Zuchttieren hatte erbringen können, die erst $3\frac{1}{2}$ bis 4 Jahre alt geworden waren; denn wie schon bei früherer Gelegenheit [9, S. 231] bemerkt, sind vierjährige Tiere für gewöhnlich höchstens eben in den Zustand der Geschlechtsreife eingetreten. Veranschlagen wir von da an nur ein halbes Jahr, das zur Austragung der Frucht (gleichviel ob sie im Larven- oder im ausgebildeten Zustande zur Welt kommt) notwendig ist, so resultieren mindestens $4\frac{1}{2}$ jährige Zuchttiere als solche, von denen man billigerweise Nachkommenschaft erst hätte erwarten dürfen. Meine Versuchstiere aber waren, wie berichtet, mit $3\frac{1}{2}$ Jahren zum Teil schon befruchtet gewesen und in tragendem Zustand. Diese Beschleunigung ist wohl der $2\frac{1}{4}$ jährigen Zimmerhaltung zu verdanken, welche der Freihaltung vorausging. Jene hatte nicht so lange gedauert, um ihre der Fruchtbarkeit verderblichen Folgen auszuüben, oder es waren solche Folgen wenigstens durch die rechtzeitige Übertragung in naturgemäße Existenzbedingungen noch paralisierbar gewesen; außerdem aber hatte die Zimmeraufzucht den bei der fortwährenden Gefahr, wertvolle Versuchstiere durch den Tod zu verlieren, unschätzbaren Vorteil einer um wenigstens ein volles Jahr zeitigeren Resultaternte mit sich gebracht.

V. Theoretische Wertung der Ergebnisse.

Fast alle Biologen bis in die achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts sahen die Übertragbarkeit der im Leben eines Individuums erworbenen Eigenschaft auf die Nachkommen dieses Individuums als etwas Selbstverständliches an. In den Folgejahren aber entstand aus dieser Anschauung, die nicht zum wenigsten dank den Forschungen der Begründer der Descendenzlehre, LAMARCK, DARWIN und WALLACE, als fraglos hingenommen wurde, die große Frage nach der »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Von dem einen Lager der Biologen nach wie vor bestimmt behauptet, wurde jene Vererbung von dem andern Lager ebenso bestimmt abgeleugnet. Wenn eine solche Partei, welche die Möglichkeit der Vererbung individuell erworbener Charaktere verneinte, überhaupt zustande kam, so ist dies bekanntlich wohl einzig und allein dem Wirken eines Gelehrten zuzuschreiben: AUGUST WEISMANN'S.

Die aus WEISMANN'S Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas [23] mit zwingender Logik [22, besonders S. 19!] folgende Nicht-vererbbarkeit erworbener Charaktere erfuhr zunächst darin ihre schwerwiegende Stütze, daß alle Angaben über Vererbung von Verletzungen sich einer näheren Kritik nicht gewachsen zeigten, und daß bei der zunächst von WEISMANN selbst planmäßig vorgenommenen experimentellen Nachprüfung alle Versuche negativ ausfielen. Es bedarf nicht meiner unmaßgeblichen Worte, darauf hinzuweisen, daß, hier Klarheit geschaffen zu haben, WEISMANN'S unsterbliches Verdienst bleibt.

Was aber jene an Zahl gar nicht geringfügigen Fälle betrifft, in denen eine Vererbung erworbener Merkmale, die nicht aus Verletzungen bestanden, vorzuliegen schien [z. B. 2, 19, 20], ferner jene an Zahl bisher leider noch nicht umfangreichen Fälle, in denen eine derartige Vererbung, wie in den Experimenten FISCHERS [4], STANDFUSS' [21], PICTETS [14] und SCHRÖDERS [15] durch planmäßige Züchtung bewiesen schien — Fälle, zu denen auch die vorliegend dargestellten einen Beitrag liefern wollen —, und was endlich jene Hypothesen moderner Biologen, wie HATSCHER'S [7] und SEMON'S [18] anbetrifft, welche sich die Phylogenie gleichfalls nur unter Mitwirkung hereditärer direkter und funktioneller Anpassung denken, so sehen sie alle sich von den wuchtigen theoretischen Einwänden WEISMANN'S bedroht.

SEMON hat es jüngst unternommen [20], diesen Einwänden die Beweiskraft zu nehmen. Er unterscheidet vier solcher Haupteinwände und gibt ihnen folgende Bezeichnungen: »1) Einwand der direkten Beeinflussung der Keimzellen; 2) Einwand des Eingreifens der Zuchtwahl; 3) Einwand, es handle sich um Atavismus; 4) Einwand des logischen Gegenbeweises.«

Der Schrift SEMON'S folgend, will ich in nachfolgenden Zeilen zu diesen Einwänden Stellung nehmen, insoweit sie bei den von mir ermittelten Fällen der Vererbung funktioneller Charaktere in Betracht kommen.

WEISMANN'S Einwand des logischen Gegenbeweises gipfelt in den Worten [24]: »Wenn eine so große Zahl von Umwandlungen an passiv nützlichen Charakteren bei Tieren und Pflanzen erfolgen konnte, lediglich durch primäre Veränderungen der Keimessubstanz, dann haben wir keinen Grund, nach einem andern Prinzip für die Abänderung aktiv nützlicher Teile zu suchen.« SEMON entgegnet darauf, die Annahme, daß eine Erklärung für alle Fälle gelten müsse, weil sie

in einigen Fällen gilt, sei nicht berechtigt. Ich möchte hinzufügen, daß sogar in diesen selben Fällen, für welche eine Erklärung bereits als gültig befunden wurde, die Mitwirkung andrer erklärender Faktoren nicht von vornherein ausgeschlossen werden darf; vielfältige Erfahrung lehrt uns, daß selbst ein und dieselbe Erscheinung in gleicher Weise durch verschiedene äußere Faktoren hervorgerufen zu werden vermag. So kann, um bei unsern konkreten Fällen zu bleiben, eine wassergesättigte Umgebung für sich allein bei *Salamandra atra* das Larvengebären und quantitativ erhöhte Fruchtbarkeit bewirken; wir haben somit keinen Grund, nach einer andern Erklärung für diese aktiv nützliche Abänderung zu suchen. Allein es zeigt sich, daß hohe Temperatur unabhängig von jenem ersten Faktor für sich allein die *Atra*-Weibchen ebenfalls zu habituellen Frühgebärerinnen macht, daß außer diesem thermischen und jenem psychrischen auch mechanische Mittel den gleichen Effekt nach sich ziehen. Nicht immer sind eben die von der Natur angewendeten Mittel so sparsam und einfach, als der forschende Menscheng Geist in seinem Streben, möglichst viele Erscheinungen unter gemeinsamem Gesichtspunkte zu vereinigen, erwartet. Es geht somit in der Tat nicht an, vor einer sichergestellten Erklärung Halt zu machen und sonstige Möglichkeiten abzuweisen.

WEISMANNs fernerem Einwand, die bis jetzt bekannten Fälle experimentell hervorgerufenen und dann vererbter Aberration wären »wahrscheinlich überhaupt keine Neuheiten, sondern uralte Ahnencharaktere oder doch eine Mischung solcher mit modernen« [24, S. 7], hält SEMON entgegen, es sei für das Problem gleichgültig, ob die durch äußere Einflüsse erworbenen Eigenschaften neu sind oder einem Einlenken in die Bahn der Urvorfäter gleichkommen, wenn nur solche Eigenschaften überhaupt auf die Nachkommen übertragen werden. Was meine speziellen Fälle anbelangt, so kann der eben bezeichnete Einwand WEISMANNs, mag er nun nach SEMONs Entgegnung überhaupt noch zu Recht bestehen oder nicht, höchstens auf die eine der beiden Salamanderarten angewendet werden, nicht aber auf beide Arten, da ja die hereditäre Fortpflanzungsveränderung in reziprokem Sinne verläuft. Bei *Salamandra atra*, der spezieller angepaßten Form, ist es höchst wahrscheinlich, ja nahezu sicher, daß die Rückkehr zu den ursprünglicheren Fortpflanzungsbedingungen der *Salamandra maculosa* als Atavismus aufzufassen ist — was übrigens laut SEMON der Deutung des Falles im Sinne einer Vererbung erworbener Eigenschaft keinen Abbruch tut —, dann kann es aber hinwiederum

kein Atavismus sein, wenn *Salamandra maculosa* in ihrer Erwerbung des Fortpflanzungstypus von *Salamandra atra* die entsprechende Veränderung im entgegengesetzten Sinne zurücklegt.

Auf WEISMANNs weiteren Einwand, daß in allen Fällen, wo es sich bei Erwerbung und Vererbung um eine nützliche Eigenschaft handle, die Fähigkeit dazu auf dem Wege der Selection abzuleiten sei, hat SEMON folgende auf meine Fälle passende Entgegnung gebracht: »Dieser Einwand kann naturgemäß nicht solchen Fällen gegenüber angewendet werden, bei denen es sich um eine geschlossene Beobachtungsreihe handelt von der Beschaffenheit: experimentell bedingtes Neuauftreten einer Abänderung bei den Eltern, Wiederkehr der Abänderung bei Fortbleiben des abändernden Reizes bei den Nachkommen.« Ich möchte dies noch dahin ergänzen, daß ich keineswegs unter den Nachkommen der sich abweichend fortpflanzenden Salamander künstliche Zuchtwahl auszuüben, also nicht zur Weiterzucht Nachkommen derjenigen Exemplare, welche die veränderten Fortpflanzungsgewohnheiten am schärfsten ausgesprochen zeigten, auszuwählen brauchte; war es doch höchstens eine Frage der Zeit, bei allen dem entsprechenden Faktor ausgesetzten Exemplaren, wofern sie die veränderten Bedingungen überhaupt ertrugen, die Anpassungserscheinung in gleichmäßigem Grade herbeizuführen, — und Exemplare, in denen der einwirkende Faktor gar keine Veränderungen ausgelöst hätte, sind mir überhaupt nicht untergekommen. Ich will mich aber damit noch nicht zufrieden geben und noch immer den Einwand offen lassen, daß ja die Fähigkeit, durch bestimmte Abänderungen zweckmäßig auf die experimentell bedingten Einwirkungen zu reagieren, von den Vorfahren durch Zuchtwahl erworben sein kann? Wenn z. B. der Feuersalamander bei Mangel an Gewässern lungenatmende Erdmoleche zu gebären vermag, so ist dies gewiß eine für die Erhaltung der Art im höchsten Grade nützliche Einrichtung, welche gewiß von den Vertretern der Selectionslehre als ein Resultat von Selectionsprozessen in Anspruch genommen wird. Abgesehen von den allgemeinen Gründen, aus welchen die Selectionsgegner oder -Skeptiker der Zuchtwahl nur eine auslesende, nicht aber eine schöpferische Kraft zuerkennen wollen — bekannte Gründe, auf welche hier nicht eingegangen zu werden braucht —, abgesehen also davon läßt sich eine derartige Annahme kaum direkt widerlegen. Also sogar die letzterwähnte Möglichkeit zugegeben, behaupte ich, daß es gleichgültig ist, woher die Fähigkeit zweckmäßiger Reaktion stammt; sei sie atavistisch, sei sie selectiv, eines bleibt doch unan-

getastet: es sind Abänderungen entstanden unter dem Einflusse äußerer Faktoren, und jene Abänderungen sind trotz Abwesenheit dieser Faktoren in der nachfolgenden Generation abermals zutage getreten. Darin gipfelt aber die prinzipielle Bedeutung der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Möge dem Erscheinen der Eigenschaft dadurch der Grund vorbereitet sein, daß sie nichts für die Species völlig Neues darstellt, möge ihre Erwerbung durch Selectionsprozesse erleichtert sein, der Entscheidung unsrer Hauptfrage im bejahenden Sinne können solche Nebenfragen keinen Abbruch tun.

Endlich bleibt noch ein WEISMANNscher Einwand unerledigt, nämlich der, daß das Keimplasma, um die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft zuzulassen, selbst direkt getroffen worden sein müsse, nicht aber auf dem Wege der Reizleitung aus dem somatischen Plasma indirekt dahin gelangt sein könne. Hierdurch ist allerdings der anfängliche Umfang der ganzen Frage, wie er schon im Wortlaut »erworbene« Eigenschaft klar ausgedrückt erscheint, nicht unwesentlich eingeschränkt. Daß aus der Außenwelt stammende Variationen sich vererben können, wird bei dieser Fassung des Problems gar nicht mehr bestritten, seine prinzipielle Seite darf somit als in positivem Sinne erledigt gelten; und es bleibt nur noch eine im Vergleich zu ihr untergeordnete Frage übrig: es sollen sich nach WEISMANN nur die rein somatogenen Eigenschaften nicht vererben, wohl aber, wenn sie durch direkte Mitbeeinflussung auch blastogen geworden sind. Diese Unterscheidung ist natürlich in den einzelnen Züchtungsergebnissen ungemein schwierig zu treffen; SEMON [20, S. 37] erklärt sie für undurchführbar, die ganze Gegenüberstellung von Keimplasma und somatischem Idioplasma für unhaltbar.

Wenn wir aber, wie SEMON es im Anfangskapitel seiner wiederholt zitierten Schrift provisorisch tut [20, S. 8, 9], die Trennung beider Plasmen einstweilen noch als zu Recht bestehend voraussetzen — was sich um so mehr empfiehlt, als ein genaueres Eingehen hierauf an dieser Stelle unmöglich ist —, so bleibt die Eventualität einer direkten Beeinflussung des Keimplasmas in den von mir ermittelten Fällen ohne weiteres zuzugeben. Bezüglich des von mir angewendeten thermischen Faktors ist diese Konzession — immer unter der erwähnten Voraussetzung — bereits in SEMONS Kritik enthalten, bezüglich des Faktors »Feuchtigkeit« muß ich es noch ausdrücklich betonen, weil SEMON in einem Experimentalfalle der Vererbung erworbener Eigenschaften, der meinen Fällen in vieler Beziehung ähnlich ist, die direkte Beeinflussung der Keimzellen ausschließen will.

Es handelt sich um Beobachtungen MARIE VON CHAUVINS [2, S. 368], wonach *Axolotl*-Larven, die von ausgebildeten *Amblystoma*-Landformen abstammten, sich freiwillig in eben diese Landform metamorphosierten, obwohl sie unter Bedingungen gehalten wurden, unter denen eine solche Umwandlung bei Larven, die von neotenischen, die Larvenform beibehaltenden Eltern gezeugt wurden, nie erfolgt wäre. SEMON meint nun, daß hier der Einwand direkter Beeinflussung der Keimzellen unzulässig wäre. »Bei ihrer Lage tief im Innern des Körpers, wo sie nicht wie die Zellen der äußeren Haut je nach dem Medium, in dem das Tier lebt, einem Wechsel der Feuchtigkeit ausgesetzt sind, überhaupt allen unmittelbaren Reizen entzogen, die der Übergang vom Wasserleben zum Landleben mit sich bringt, können die Keimzellen nur durch Leitungsreize von der veränderten Situation Kunde erhalten und beeinflußt werden.«

Demgegenüber muß ich hervorheben, daß es denkbar, ja sogar schwer vermeidlich erscheint, wenn die peripheren Körperzellen, welche sich in räumlich und zeitlich unmittelbarer Berührung mit dem Medium befinden, die von ihnen aufgesogene Feuchtigkeit auf osmotischem Wege — also physikalisch, nicht physiologisch — an die weiter innen zu gelegenen Partien centripetal weitergeben. Im umgekehrten Falle, bei Feuchtigkeitsmangel, würde selbstredend das Ausbleiben der osmotischen Wasserbereicherung die Keimzellen nicht unberührt lassen.

Dazu kommt noch, daß mindestens die bereits in den Oviduct eingetretenen Eier und die in den Samenleiter eingetretenen Spermatozoen auch ohne Vermittlung der Osmose von Flüssigkeiten, die das betreffende Tier umgeben, erreicht werden können, da sie durch die Cloake mit der Außenwelt in offener, bzw. zu öffnender Kommunikation stehen, — eine Tatsache, für die sich leicht experimentelle Beweise erbringen lassen, z. B. durch kurze Bäder in gefärbtem Alkohol, die man brünstigen Salamandern verabreicht: infolge der heftigen Bewegungen des Tieres, die meist von krampfartigen Erweiterungen des Cloakenspaltes begleitet werden, dringt der Farbstoff in die Geschlechtswege ein und kann dort gelegentlich der Sektion des Tieres sowohl sofort als auch noch nach mehreren Tagen, wenn es sich bereits vollständig von dem Bade erholt hat, deutlich nachgewiesen werden. Die Möglichkeit einer direkten Beeinflussung des Germinalteiles durch die von mir angewendeten experimentellen Faktoren ist also, obwohl sie zunächst nur den Personalteil zu tangieren scheinen, schlechterdings nicht auszuschließen.

Für die Frage: »Wie kommen artbildende Eigenschaften zustande?« scheint mir aber die Entscheidung jener andern Frage: »Wie kommen die vererbbaaren Eigenschaften zum Keimplasma, durch physikalische oder physiologische Leitung?« zunächst nicht von unmittelbarer, grundlegender Wichtigkeit zu sein. Einstweilen genug daran, daß es Eigenschaften gibt, die sich in einer bestimmten Generation willkürlich hervorrufen lassen, und daß ebendieselben Eigenschaften ohne Fortdauer der betreffenden künstlichen Mittel in der nächstfolgenden Generation abermals auftreten.

Einwandfrei festzustellen, ob die tatsächlich erworbenen und tatsächlich vererbten Eigenschaften im strengen Sinne somatogene Eigenschaften sind, d. h. nur Körperzellen ohne Keimplasmagehalt betrafen, wird uns mit Hilfe der bis jetzt befolgten Versuchsanordnung schwerlich gelingen. Wir wollen daher mit der nun gewonnenen, in den soeben formulierten, betonten Satz zusammengezogenen Erkenntnis für diesmal Halt machen und es weiteren, bereits geplanten Untersuchungen überlassen, womöglich auch in jene letzte heute noch unbeantwortet gebliebene Frage Licht zu bringen.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

A. Fortpflanzungsanpassungen.

1) *Salamandra maculosa* ist im Freien und unter normalen Bedingungen des Gefangenlebens entweder vivipar und gebiert dann ins Wasser eine schwankende, stets beträchtliche Zahl (bis 72) 25 bis 30 mm langer, vierbeiniger, kurzkiemiger (längster Ast 3 bis 5 mm) Larven — Bergregion, höheres Hügelland — oder ist ovovivipar und legt dann gleichfalls ins Wasser eine gleich große Zahl von 11 bis 13 mm im Durchmesser haltenden Eiern, aus denen sich sofort oder wenige Minuten nach Ablage die 23 bis 25 mm langen, im übrigen der bereits ohne Hülle geborenen Nachkommenschaft gleichenden Larven durch aktive Muskelbewegungen befreien — niedriges Hügelland, Flachland, Zimmertemperatur von 16 bis 18 Grad C. —. Nach einigen Monaten tritt in beiden Fällen die Metamorphose ein; die frisch verwandelten Landsalamander sind 45 bis 56 mm lang.

2) *Salamandra maculosa* wird ovipar unter dem Einflusse

- a) mechanischer Agentien: Abstreichen,
- b) thermischer Agentien: Temperatur von 30 bis 37 Grad,

- c) psychrischer Agentien: wassergesättigte Umgebung,
- d) eines Auslösungsfaktors: plötzlicher Reiz eiskalten Wassers.

3) Ist das Eierlegen bei *Salamandra maculosa* habituell geworden, so resultieren freiwillig abgelegte Eier von der Form einer an der Auflagerungsstelle etwas abgeflachten Kugel mit 8,5 bis 9 mm Durchmesser; das Ei ist schwerer als Wasser, durchsichtig, mit dem animalen Pol nach oben zu orientiert.

4) Aus derartigen Eiern von *Salamandra maculosa* werden in passiver Weise durch Maceration der Hüllen binnen 9 bis 16 Tagen wohlausgebildete Larven frei, welche nur 12 bis 15 mm lang sind und erst die vorderen Extremitäten haben; die rückwärtigen folgen binnen einigen Tagen.

5) *Salamandra atra* ist im Freien und unter normalen Bedingungen des Gefangenlebens vivipar und gebiert auf dem Lande eine konstante Zahl (2) 38 bis 40 mm langer Vollsalamander. Die übrigen Eier der jeweiligen Ovulationsperiode zerfließen zu einem Dotterbrei und dienen den bevorzugten Embryonen als Nahrung. Die Larvenphase verstreicht hier also im Uterus, welchem Medium die schwarze Embryonalfarbe, die bis 22 mm langen, äußerst blutreichen, fast pigmentlosen, den Körperseiten dicht anliegenden Kiemen mit klebrigen Kiemenfäden und der entweder fehlende oder nur 1 mm breite Schwanzflossensaum entsprechen.

6) Operiert man derartige Larven heraus, so gelingt zwar deren Aufzucht im Wasser, aber es vollzieht sich dabei eine langsame, oft mit revolutionären Begleiterscheinungen (z. B. teilweises oder gänzlichliches Abwerfen der intra-uterinen Kiemen mit nachfolgender Regeneration von Wasserkieimen) einherschreitende Adaption; vollends gilt dies von Larven auf SCHWALBES II. Stadium, d. i. vor Aufzehrung des Dotterbreies, welche noch kleinen Larven umständlich von dem ihnen anhaftenden Brei gereinigt werden und, da sie konstantere Nahrung nicht vertragen, mit Dotterfasern gefüttert werden müssen. Die Bewegungen der operativ ins Wasser beförderten Larven haben stets etwas Embryonal-Ungelenkes an sich.

7) *Salamandra atra* wird jedoch freiwillig larvengebärend unter dem Einflusse

- a) mechanischer Agentien: Abstreichen,
- b) thermischer Agentien: Temperatur von 25 bis 30 Grad,
- c) psychrischer Agentien: Wasserbecken, wassergesättigte Umgebung, ev. Haltung in seichtem Wasser.

8) Ist das Larvengebären bei *Salamandra atra* habituell geworden, so resultieren bei einer Trächtigkeitsperiode drei bis neun Larven von 35 bis 45 mm Totallänge, mit Kiemen von höchstens 8 mm Länge und einem Flossensaum von 2 bis 3 mm Breite. Diese Larven sind meist kaffeebraun oder grau (statt schwarz) gefärbt, heller und dunkler gezeichnet. Ihre Adaption an das Wasserleben geht sehr rasch vonstatten: binnen wenig Tagen sind die Kiemen durch Resorption verkürzt, ihr Epithel ist verdickt, ihr Reichtum an Blutgefäßen eingeschränkt, ihre Pigmentarmut behoben, so daß sie statt rot jetzt grau erscheinen. Im Gegensatz zu intra-uterin heran-gewachsenen, operativ ins Wasser beförderten Larven sind die Bewegungen der freiwillig geborenen Larven viel gewandtere, dem neu aufgezwungenen Medium bereits angepaßtere.

9) *Salamandra maculosa* wird vollmolchgebärend unter dem Einflusse

a) thermischer Agentien: Winterschlaf bei 2 bis 4 Grad, Haltung bei 12 Grad in den übrigen Jahreszeiten (Resultat unvollkommen, niedrige Temperatur dient daher nur als Hilfsfaktor),

b) psychrischer Agentien: kein Wasserbecken, geringer Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung (Resultat stets vollkommen).

Optische Agentien (Haltung in grellem Lichte und in der Dunkelheit) erwiesen sich bis jetzt für das Stadium der neugeborenen Nachkommen als indifferent.

10) Ist das Vollmolchgebären bei *Salamandra maculosa* habituell geworden, so resultieren bei jeder Trächtigkeitsperiode nur zwei bis sieben Junge von 39 bis 43 mm Totallänge (somit kleiner als nach einer freilebigen Larvenphase metamorphosierte Junge) und anfänglich fast schwarzer Farbe. Schließlich wird die konstante Zweizahl (wie bei Normalzucht von *Salamandra atra*) erreicht, wobei jeder Uterus je einen Embryo enthält, der sich aus dem von den übrigen Eiern durch Zusammenfließen gebildeten Brei ernährt.

11) Diese intra-uterinen Verhältnisse werden durch Sektionsbefunde klargelegt, welche die *Salamandra maculosa*-Föten mit 7 bis 10 mm langen, zarten, blutreichen, pigmentarmen Kiemen im Dotterbrei suspendiert sehen lassen.

12) Sobald die angewandten äußeren Faktoren die aufgezählten Fortpflanzungsveränderungen bis zur erwünschten Höhe gebracht haben, pflegen diese hinreichend fixiert zu sein, um ein Nachlassen der Intensität jener Faktoren ohne sofortiges Zurücksinken der erworbenen Anpassungserscheinungen zu gestatten. Erst ein Auf-

hören der Versuchsbedingungen bewirkt allmähliches Zurückgehen, ein Übergang in entgegengesetzte Versuchsbedingungen sofortige Rückkehr in den primären Zeugungsmodus.

B. Vererbung der Fortpflanzungsanpassungen.

13) Nur im Freien (Freilandzwinger) war es möglich, die unter abweichenden Bedingungen geborenen Salamander und die zugehörigen Kontrolltiere zur Geschlechtsreife und wirklichen Ausübung der Geschlechtstätigkeit heranzuziehen. Diesen Zustand erreichten die Tiere im Alter von $3\frac{1}{2}$ Jahren.

14) Die infolge Wasserreichtum als Larven geborenen *Salamandra atra* sind abermals larvengebärend und benutzen zum Geburtsakt das Wasserbecken.

15) Diese *Atra*-Larven kommen in einer die normale Zweizahl übersteigenden Anzahl (bisher drei bis fünf beobachtet) und mit einer Totallänge von 33 bis 40 (SCHWALBES III. Stadium) oder einer solchen von 21 bis 23 mm (SCHWALBES II. Stadium) zur Welt. Sie sind hellgrau, licht und dunkel gefleckt und gewölkt, besitzen relativ kurze Kiemen (längster Ast 8 bis 9 mm), die sofort seitlich vom Kopfe abstehend getragen werden und deren Fäden nicht aneinander kleben. Die Larven besitzen ferner einen relativ breiten Schwanzsaum (3 mm), der wirksam als Ruder benutzt wird. Entsprechend solcher im Vergleich zu ihren Vorfahren besserer Vorbereitung für den Übergang vom intra-uterinen ins aquatile Leben sind sie in all ihren Lebensäußerungen gewandtere Wassertiere als jene. Die auf SCHWALBES II. Stadium geborenen Larven sind sofort frei von dem ihnen nicht anhaftenden Dotter und in ihrer Ernährung nicht mehr auf diesen angewiesen, sondern vertragen konsistentere Nahrung, wie sie die kleinen Wassertiere (Oligochaeten, Entomostraken) darbieten. Die frischverwandelten Jungen sind relativ groß (44 mm), bei einem der bis jetzt vorliegenden Exemplare ist eine in kleinen Flecken auftretende, irisierende Gelbpigmentierung zu beobachten.

16) Die infolge Wassermangel als Vollsalamander geborenen *Salamandra maculosa* gebären ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen:

a) Ins Wasser: entweder sehr vorgeschrittene, großköpfige, 45 mm lange, mit bereits stark reduzierten Kiemen versehene Larven, die in ihren Bewegungen etwas Ungelenk-Embryonales an den Tag legen und sich schon binnen mehreren Tagen in relativ kleine Vollsalamander metamorphosieren; oder mäßig vorgeschrittene, pro-

portional gebaute, 40 bis 41 mm lange Larven, die mit großen, erst im Wasser sich reduzierenden Kiemen von anfänglich intra-uterinem Charakter versehen sind.

b) Auf dem Lande: kleine (26 mm lange), mit rudimentären Kiemen, walzenrundem (statt von oben nach unten zusammengedrückten) Rumpf und langgestrecktem, schmalen Kopf versehene Larven, die in tiefem Wasser nicht lebensfähig waren, sich nach 10 bis 12 Tagen zur Imaginalfarbe umpigmentierten und nach 4 Wochen in 29 mm lange Vollsalamander verwandelten.

17) Bei Fortdauer der Versuchsbedingungen sind als Vollmolche geborene *Salamandra maculosa* gleich bei der ersten Geburt abermals vollmolchgebärend, benutzen zum Geburtsakt das trockene Land, und zwar unter Erreichung der (bei *Salamandra atra* normalen) Embryonen-Zweizahl. Durch ihre schwarze Farbe und geringe Länge von 40 bis 41 mm erinnern diese neugeborenen *Maculosa*-Vollsalamander sehr an normal neugeborene *Atra*-Vollsalamander.

18) Im allgemeinen lassen sich die Vererbungsergebnisse folgendermaßen resumieren:

a) Eine Vererbung der aufgezwungenen Fortpflanzungsveränderung hat in jedem Falle stattgefunden.

b) Die Veränderung ist bei Rückversetzung der zweiten Generation in primäre Bedingungen in abgeschwächtem und um so mehr zurückgehenden Grade wieder aufgetreten, je längere Zeit verstreicht zwischen jener Rückversetzung und der Geburt.

c) Sie ist bei Fortwirkung der abgeänderten Bedingungen auf die zweite Generation in gleichem oder verstärktem Grade wieder aufgetreten.

VII. Literaturverzeichnis.

- 1) CHAUVIN, MARIE VON, Über das Anpassungsvermögen der Larven von *Salamandra atra*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XXIX. Leipzig 1877. S. 324—352. Taf. XXII.
- 2) — Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLI. Leipzig 1885. S. 365—389, besonders S. 385.
- 3) DÜRIGEN, BRUNO, Deutschlands Reptilien und Amphibien. Magdeburg, Creutzsche Verlagshandlung, 1897. *Sal. maculosa* S. 576—594; *Sal. atra* S. 594—600.
- 4) FISCHER, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Zeitschr. f. Entomologie. Bd. VI. Neudamm 1901. Nr. 4, 23, 24; S. 49—51, 363—364, 377—381.
- 5) FRANKE, ADOLF, Die Reptilien und Amphibien Deutschlands. Leipzig, Veit & Comp., 1881. *S. 162.

- 6) GIARD, ALFRED, La Poecilogonie. Bulletin Scientifique de la France et la Belgique. Tome XXXIX. Paris, Londres, Berlin 1905. S. 153—187, bes. S. 178.
- 7) HATSCHEK, BERTHOLD, Hypothese der organischen Vererbung. Ein Vortrag, gehalten auf der 77. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Meran am 19. Sept. 1905. Leipzig, W. Engelmann, 1905. S. 4 u. 29.
- 8) HUNTINGTON, G. S., Eine Züchtung des Landsalamanders im Winter. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. I. Jahrg. Magdeburg 1890. S. 224—226, 233—234, bes. S. 224, 225.
- 9) KAMMERER, PAUL, Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. Experimentelle und statistische Studie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVII. 2. u. 3. Heft. Leipzig 1904. S. 165—264. Taf. XIII.
- 10) — Experimentelle Fortpflanzungsveränderung bei Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) u. Laubfrosch (*Hyla arborea*). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII. 1. u. 2. Heft. Leipzig 1906. S. 48—140. Taf. V.
- 11) — Vererbung der erworbenen Eigenschaft habituellen Spätgebärens bei *Salamandra maculosa*. Centralbl. f. Physiolog. Bd. XXI. Wien u. Leipzig 1907. 4. Heft. S. 99—102.
- 12) KRYŽ, FERDINAND, Unabhängigkeit der Koagulationspunkte spezifischer Muskelplasmen von der Temperatur während des Lebens. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXIII. 4. Heft. 1907. S. 560—565, bes. S. 563, 3. Absatz, u. S. 564, 3. Absatz.
- 13) NOLL, F. C., Fortpflanzung des Feuersalamanders, *Salamandra maculata*. Der Zoologische Garten. XVI. Jahrg. Frankfurt a. M. 1875. Nr. 5. S. 194.
- 14) PICTET, ARNOLD, Influence de l'Alimentation et de l'Humidité sur la Variation des Papillons. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève. Vol. XXXV. Fasc. 1. p. 45—127. Planches I—V.
- 15) SCHRÖDER, CHRISTIAN, Über experimentell erzielte Instinktviationen. Verhandlungen d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1903. S. 158—166.
- 16) SCHULTZ, EUGEN, Über Reductionen. II. Über Hungererscheinungen bei *Hydra fusca* L. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXI. 4. Heft. 1906. S. 703—776. Taf. IX.
- 17) SCHWALBE, GUSTAV ALBERT, Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Salamandra atra* und *maculosa*. Zeitschr. f. Biologie. 34. (N. F. 16.) Bd. München u. Leipzig 1896. S. 340—396. 3 Fig.
- 18) SEMON, RICHARD, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig, W. Engelmann, 1904.
- 19) — Über die Erbllichkeit der Tagesperiode. Biolog. Centralbl. Bd. XXV. 1905. Nr. 8 vom 15. April. S. 241—252.
- 20) — Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie. Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. IV. Jahrg. 1. Heft. Januar-Februar 1907. S. 1—46.
- 21) STANDFUSS, Experimentelle zoologische Studien an Lepidopteren. Denkschrift d. Schweizer Naturforschenden Gesellschaft. Bd. XXXVI. 1. Heft. Basel, Verlag Georg, 1898.
- 22) WEISMANN, AUGUST, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. Jena 1886.
- 23) — Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
- 24) — SEMONS »Mneme« und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. III. Jahrg. 1906. 1. Heft. S. 1.

1.

2.

2 a.

3.

3 a.

4.

5.

6.

6 a.

7.

10.

7 a.

11.

8.

12.

9.

13.

VIII. Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1. Ei von *Salamandra maculosa*, ins Wasser abgelegt 8. V. 07, gezeichnet am selben Tage. Vgl. S. 25.
- Fig. 2. Normale neugeborene Larve von *Salamandra maculosa*, ins Wasser abgesetzt am 2. V. 07, gezeichnet am selben Tage.
- Fig. 2a. Kopf der nämlichen Larve, von oben, etwas vergrößert.
- Fig. 3. Ins Wasser abgesetzte Larve von *Salamandra maculosa*, von einem Weibchen, das infolge Wassermangel als Vollsalamander zur Welt gekommen war, geboren am 7. VIII., konserviert an diesem Tage, im konservierten Zustande gezeichnet 8. XI. 06. Vgl. S. 30, »1. Wurf«.
- Fig. 3a. Die nämliche Larve in Rückenansicht.
- Fig. 4. Ins Wasser abgesetzte Larve von *Salamandra maculosa*, partiell albino-tisch, von einem Weibchen, das infolge Wassermangel als Vollsalamander zur Welt gekommen war, geboren 18./19. XII. 06, gezeichnet 19. XII. vormittags. Vgl. S. 31, »2. Wurf«.
- Fig. 5. Geschwisterlarve der vorigen, partiell melanotisch, sonst alle Daten wie bei Fig. 4.
- Fig. 6. Auf dem Lande abgesetzte Larve von *Salamandra maculosa*, von einem Weibchen, das infolge Wassermangel als Vollsalamander zur Welt gekommen war, geboren am 2. V. 07, am gleichen Tage gezeichnet. Vgl. S. 32, »3. Wurf«.
- Fig. 6a. Kopf der nämlichen Larve, von oben, etwas vergrößert.
- Fig. 7. Aus dem Uterus eines habituell vollsalamandergebärenden Weibchens herausgeschnittene Larve von *Salamandra maculosa*; Tag der Operation 12. XI., gezeichnet 13. XI. 06. Vgl. S. 22.
- Fig. 7a. Die nämliche Larve in Rückenansicht.
- Fig. 8. Nach einer normalen, im Wasser verbrachten Postembryonalentwicklung verwandelte *Salamandra maculosa*; Tag der Metamorphose und Zeichnung 7. VI. 07. (Reichlich gelb gefleckt!)
- Fig. 9. Neugeborene *Salamandra maculosa*, aus einem Weibchen, das infolge Wassermangel selbst als Vollsalamander zur Welt gekommen war, bei Fortwirkung des Faktors geboren am 7./8. VI. 07, gezeichnet 8. VI. 12 Uhr mittags. Vgl. S. 33, »4. Wurf«. (Fast schwarz!)
- Fig. 10. Freiwillig als Larve ins Wasser abgesetzte *Salamandra atra*, aus einem Weibchen, das infolge Wasserüberfluß selbst schon als Larve zur Welt gekommen war, geboren 25. IV. 6—7 Uhr p. m., gezeichnet am selben Abend 7 Uhr 10 Minuten. Vgl. S. 34, »1. Wurf«.
- Fig. 11. Das nämliche Exemplar wie Fig. 10, frisch verwandelt, 28. V. 07, gezeichnet an diesem Tage um 5 Uhr nachmittags.
- Fig. 12. Normal als Vollsalamander neugeborene *Salamandra atra*, auf dem Lande abgesetzt 26. IV. 07, gezeichnet an diesem Tage 12 Uhr 15 Minuten mittags. (Schwarz!)
- Fig. 13. Vollsalamander von *Salamandra atra* nach einer im Wasser verbrachten larvalen Postembryonalentwicklung, aus einem Weibchen, das infolge Wasserüberfluß selbst schon als Larve zur Welt gekommen war, geboren 2./3. V. 07, metamorphosiert 9./10. VI. 07, gezeichnet 14. VI. 07. Vgl. S. 37, »2. Wurf«. (Gelb gesprenkelt!)