Über atavistische Regeneration bei Flußkrebse.

Von

Eugen Schultz

(St. Petersburg).

Mit Tafel II.

Eingegangen am 24. Mai 1905.

In einer systematischen Arbeit KESSLERS, die in russischer Sprache erschien, finden wir folgende vergessene Stelle, auf welche mich Herr Prof. SCHIMKEWITSCH aufmerksam machte und die ich hier übersetze: »Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung besteht darin, daß bei *Astacus pachypus*, besonders bei den männlichen Individuen, sehr oft eine der vorderen Scheren viel stärker entwickelt ist als die andre, und daß in diesem Falle die kleinere Schere fast immer der Form nach von der größeren sich unterscheidet und der Schere von *Astacus leptodactylus* sehr ähnlich sieht. . . .« »Es unterliegt natürlich fast keinem Zweifel, daß die geringe Größe einer der Scheren oder sogar beider Scheren bei den genannten Krebsen davon abhängen muß, daß diese Scheren einst abgebrochen waren (vielleicht bei Kämpfen der Krebse untereinander) und danach in ihrer Entwicklung hinter der unbeschädigten Schere zurückbleiben mußten; es fragt sich aber, warum die neu gewachsenen Scheren nicht die normale Form angenommen haben, sondern sich nach einem andern Typus entwickelten, und zwar nach dem Typus der Scheren des *Astacus leptodactylus*? Nach meiner Meinung liegt die Ursache dieser sonderbaren Erscheinung darin, daß die Art *Astacus pachypus* einst von *Astacus leptodactylus* entstand, sich gleichsam abzweigte infolge des Einflusses besonderer Lebensbedingungen, aber noch die Tendenz unter gewissen Umständen zur früheren Form zurückzukehren behielt (Atavismus).«

Diese vergessene Beobachtung atavistischer Regeneration wurde von mir unter andern Fällen in einem Aufsätze in deutscher Sprache angeführt, während in meiner russischen Arbeit eine Abbildung eines von KARL E. VON BAER gefundenen *Astacus pachypus*, dessen eine Schere nach dem Typus von *Astacus leptodactylus* regeneriert war, erschien.

Unlängst nun sammelte Herr SKORIKOW für systematische Zwecke eine große Kollektion russischer Flußkrebse und richtete unter anderm auch seine Aufmerksamkeit auf Variationen und Mißbildungen. Ohne die Beobachtung KESSLERS zu kennen, fiel es ihm auf, daß nicht nur die Scheren von *A. pachypus*, sondern auch von *A. fluvialis*, *A. colchicus* und *A. Kessleri* nach dem Typus von *A. leptodactylus* regenerierten, was er auf Grund seiner Ansicht über das gegenseitige Stammverhältnis der Astaciden als Atavismus zu deuten sich veranlaßt sah. Da ich schon früher die Möglichkeit von Atavismus bei Regeneration vertrat, überhaupt wiederholt die Abhängigkeit der Regeneration vom biogenetischen Grundgesetz zu beweisen Gelegenheit hatte und mich die Sache also besonders interessierte, hatte Herr SKORIKOW die Liebenswürdigkeit, mir sein reichhaltiges Material an mißbildeten Astaciden zu näheren Studien zu überlassen, wofür ich ihm hiermit meinen herzlichsten Dank ausspreche.

Die atavistische Regeneration ist hier so klar, daß ich kein typischeres Beispiel für dieses so umstrittene Faktum kenne. Dieser Umstand veranlaßt mich die Sache genauer zu analysieren.

Ich gehe zur Beschreibung der Befunde über.

Astacus fluvialis Rondelet (Fig. 1). — Am reichhaltigsten ist die mir zur Verfügung stehende Kollektion an regenerierenden Exemplaren gerade dieser Art. Vor mir liegen 63 Exemplare mit unzweifelhaft regenerierten Scheren, was ich nach der bedeutend geringeren Größe der einen Schere im Verhältnis zur andern beurteile. Alle Exemplare haben unzweideutig nach dem Typus von *A. leptodactylus* regeneriert. Nach dem Typus von *A. fluvialis* war keine einzige Schere regeneriert.

Betrachten wir zum genaueren Vergleiche die Schere von *A. fluvialis* und die regenerierte Schere, und vergleichen darauf letztere wieder mit der normalen Schere von *A. leptodactylus*. Ich folge dabei hier wie auch weiterhin (außer natürlich für die später aufgestellte Art *A. Kessleri*) der Beschreibung KESSLERS, als der vollständigsten und erwogensten. Doch wähle ich nur die konstantesten

Merkmale. Wir müssen vorausschicken, daß natürlich die Bestimmung der Arten nicht nach der Schere allein geschieht, sondern — und dieses hauptsächlich — nach Stirn und Rostrum, Panzer der Abdominalsegmente usw.

Die Schere von *A. fluvialis* (Fig. 1 rechts) ist derjenigen der weiter unten beschriebenen von *A. pachypus* (Fig. 2 rechts) ähnlich, der Propodit aber kürzer und breiter. Index und Dactylopodit legen sich nie bei Schluß der Schere ohne Zwischenraum aneinander, da der innere Rand des Index immer eine weite Einbuchtung zwischen zwei Höckern aufweist; diese Einbuchtung ist flacher als bei *A. pachypus*. Die Dicke des Propodit bildet nicht weniger als die Hälfte seiner Breite, gewöhnlich mehr. Die Breite des Propodit ist oft bedeutender als die Länge, vom Gelenk bis zur Basis des beweglichen Fingers gemessen. Die Länge des Dactylopoditen ist merklich größer als die Hälfte der Länge der ganzen Schere und ungefähr $1\frac{1}{3}$ mal größer als die Breite der Hand.

Die regenerierte Schere (Fig. 1 links) hat die Merkmale der Schere von *A. leptodactylus*. Die Hand ist sichtlich abgeflacht, so daß sie kaum die Hälfte der größten Breite ausmacht. Die Breite der Hand ist meist gleich dem Abstände der Länge von dem Gelenk bis zur Basis des Dactylopoditen, die Hand also schmaler und länger. Index und Dactylopodit legen sich ziemlich vollkommen aneinander. Die Einbuchtung am Index zwischen beiden Höckern fehlt. Die Finger sind lang, doch wechselt die Länge bedeutend, wie auch bei *A. leptodactylus*. An der regenerierten Schere fehlt somit kein einziges Merkmal, welches *A. leptodactylus* eigen ist und ist keins vorhanden, welches *A. fluvialis* als solchem gehört.

Zu meiner Verfügung standen regenerierende Scheren in den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung. Das Typische dabei ist, daß die Schere von Anfang an, wenn sie auch noch so klein ist, die Artmerkmale der ausgewachsenen Schere trägt und in vielen Beziehungen dieselben Proportionen aufweist, nur ist sie verhältnismäßig bedeutend dicker und ihre Artmerkmale sind noch nicht so scharf ausgeprägt.

Es ist höchst wichtig, daß die regenerierte Schere nicht nur in einem Merkmale — sagen wir dem Fehlen der Ausbuchtung am Index, sondern in allen nach dem Typus von *A. leptodactylus* (Fig. 6 rechts) geartet ist.

Als ich das mir zur Verfügung stehende Material sichtete, verfuhr ich in der Weise, daß ich die Scheren, die der Größe nach

zu urteilen zweifellos regeneriert waren, zur Seite legte. Unter all diesen 63 Krebsen fand sich nicht einer, der nicht nach dem Typus von *A. leptodactylus* regeneriert wäre. Unter den zurückgebliebenen Krebsen fanden sich solche, deren Scheren nur unbedeutende Größendifferenzen zeigten. Solche Scheren hatten dann alle Merkmale der typischen *A. fluviatilis*. Da solche nie bei bedeutenderen Größendifferenzen zwischen den Scheren vorkamen, so glaube ich zweifellos, auf einer großen Menge von Exemplaren basierend, annehmen zu können, daß diese Scheren nicht regenerierte waren, da eine gewisse Größendifferenz zwischen den Scheren überhaupt fast immer bei Astaciden beobachtet wird. Einer Verwechslung zwischen regenerierten und ein wenig in der Größe zurückbleibenden Scheren schreibe ich auch die Meinung KESSLERS zu, daß *A. pachypus* fast immer und nicht einfach immer seine Schere nach dem Typus von *A. leptodactylus* regeneriert.

Astacus pachypus Rathke (Fig. 2 und 3). — Es standen mir 17 Exemplare, welche unzweifelhaft ihre Scheren regeneriert hatten, zur Verfügung. Bei allen Exemplaren war die kleinere, regenerierte Schere nach dem Typus von *A. leptodactylus* gebaut, keine gewann die normale Form von *A. pachypus* wieder. Der Unterschied zwischen der regenerierten Schere (Fig. 2 links und Fig. 3 rechts) und der normalen ist hier besonders augenfällig, da die Form der Schere von *A. pachypus* höchst charakteristisch ist und eigentlich am meisten von *A. leptodactylus* abweicht. Deswegen wohl wurde auch die atavistische Regeneration hier zuerst von KESSLER entdeckt, während sie bis jetzt für *A. fluviatilis* z. B., trotzdem genannte Art massenhaft durch die Finger der Zoologen geht, nicht beobachtet wurde.

Der Dactylopodit legt sich bei *A. pachypus* nie glatt an den Index an, da der innere Rand des Index eine tiefe Einbuchtung hat, die von zwei großen Höckern begrenzt wird. Die Hand ist dicker und länger als bei *A. leptodactylus*. Die Dicke der Hand ist größer als die Hälfte ihrer Breite. Die Breite ist geringer als die Länge vom Gelenk bis zur Basis des beweglichen Fingers gemessen. Da die Länge der Finger für *A. leptodactylus* nicht beständig ist, so hat dieses Merkmal bei *A. pachypus* hier keine Bedeutung. Die äußeren Ränder der Schere sind abgerundet, nicht scharf.

Die regenerierte Schere hat kein einziges Artmerkmal mit *A. pachypus* gemein und besitzt alle von *A. leptodactylus*. Dactylopodit und

Index legen sich lückenlos aneinander und haben keine Einbuchtung. Die Hand ist flacher als bei *A. pachypus* und die Ränder der Schere sind scharf. Ein Exemplar hatte beide Scheren nach dem Typus von *A. leptodactylus* regeneriert und bildet eine sonderbare Mischgestalt aus zwei Arten. Auch bei dieser Art standen mir verschiedene Regenerationsstadien der Schere zur Verfügung. Aus ihnen ersehe ich, daß auch hier die regenerierende Schere von Anfang an die Form der ausgewachsenen Schere von *A. leptodactylus* hat, nur anfänglich etwas dicker ist (was übrigens die normale junge Schere von *A. leptodactylus* auch ist) und natürlich noch keine Höcker und Zähne hat.

Auch hier war keine einzige Schere nach dem Typus von *A. pachypus* regeneriert.

Astacus colchicus Kessler (Fig. 4). — Mir standen 12 Exemplare mit regenerierten Scheren zur Verfügung.

Bei der normalen Schere von *A. colchicus* (Fig. 4 links) legen sich Dactylopodit und Index nicht glatt aneinander. Die Einbuchtung des Index ist kürzer und tiefer als bei *A. fluviatilis*, aber nicht so tief wie bei *A. pachypus*. Die Breite der Hand ist kaum der Länge gleich, von dem Gelenk bis zur Basis des beweglichen Fingers gemessen. Die Rinne, welche jederseits längs des Außenrandes des Dactylopoditen und des Index von ihrer Basis bis zur Spitze hinzieht, ist bedeutend tiefer als bei *A. fluviatilis*.

Die regenerierte Schere (Fig. 4 rechts) hat auch hier den Typus von *A. leptodactylus*, doch nicht mehr so rein und typisch wie bei *A. fluviatilis* und erst recht bei *A. pachypus*. Dactylopodit und Index legen sich noch lückenlos aneinander; eine Einbuchtung am Index fehlt; die Breite der Hand ist gleich der Länge oder auch geringer: alles Merkmale, die wir an der Schere von *A. leptodactylus* kennen. Der ganze Habitus der Schere ist aber dennoch nicht mit der Schere von *A. leptodactylus* zu verwechseln.

Hier haben wir also bei Regeneration einen Atavismus, aber keinen reinen. Artmerkmale von *A. colchicus* sind auf die regenerierte Schere übergegangen.

Man könnte, auf dieser Beobachtung allein fußend, glauben, daß wir hier eine Art haben, welche weiter vom Urtypus entfernt ist als die andern, wenn man wirklich wüßte, daß die Reinheit des Rückschlags bei der ausgebildeten Form von der Entfernung der Art von ihrer Stammart abhängt. Es ist zwar sehr wahrscheinlich, daß ein

atavistisches Merkmal um so vollkommener zum Ausdruck kommt, je näher dieses Merkmal phyletisch zu der betreffenden Art steht, doch wirken gewiß noch andre Ursachen auf die Reinheit der atavistischen Bildung ein, die wir nicht kennen.

Astacus Kessleri Schimkewitsch (Fig. 5). — Mir standen 4 Exemplare dieser Art mit regenerierter Schere zur Verfügung.

Die normale Schere von *A. Kessleri* (Fig. 5 links) ist sehr charakteristisch. Der Index hat keine Ausbuchtung und der Dactylopodit keinen Höcker, beide schließen sich lückenlos. Hand und Finger sind kurz und gerade. Die Hand breit und dick; die Ränder derselben abgestumpft.

Die regenerierte Schere trägt einige Merkmale der Schere von *A. leptodactylus*, die Hand ist nämlich länger und schmaler als bei *A. Kessleri* und auch dünner, die Ränder schärfer. Da aber sowohl *A. leptodactylus* als auch *A. Kessleri* keinen eingebuchteten Index hat, so ist es nicht ganz leicht, einen sehr typischen, augenfälligen Unterschied zwischen der normalen Schere und der regenerierten aufzufinden. Ich neige durchaus der Ansicht zu, daß die Schere von *A. Kessleri* nicht nach dem reinen Typus von *A. leptodactylus* regeneriert, sondern nach einem zwischen *A. Kessleri* und *A. leptodactylus* stehenden.

Astacus leptodactylus Eschholz (Fig. 6). — Mir standen 7 Exemplare dieser Art mit regenerierten Scheren zur Verfügung. Die regenerierten Scheren (Fig. 6 links) trugen die typischen Artmerkmale von *A. leptodactylus*, nur waren sie bedeutend schmaler und oft länger, und nicht nur relativ länger, sondern auch absolut, d. h. mit der normalen Schere der andern Seite bei demselben Krebse verglichen. SKOKKOW unterscheidet eine Varietät von *A. leptodactylus*: *varietas colchica*. Diese ist nach seiner Meinung die ältere, ja die älteste von den russischen Flußkrebsen. Die Finger ihrer Scheren sind nicht halbmondförmig nach innen gebogen, wie bei den gewöhnlichen *A. leptodactylus*, sondern gerade, die Hand länger und schmaler. Bei Regeneraten der Schere von *A. leptodactylus* finden wir, daß sie nach dem Typus der var. *colchica* regeneriert; also auch hier tritt ein Atavismus zutage, wenn er auch nicht so klar, wie für die oben beschriebenen Arten ist. Immer ist die regenerierte Schere aber schmaler und länger als bei der normalen Art.

Das Charakteristische der regenerierten Scheren der genannten Arten ist, daß sie alle sich dem Typus von *A. leptodactylus* nähern. Die regenerierten Scheren zweier Arten: *A. fluvialis*, besonders aber *A. pachypus* sind denen von *A. leptodactylus* zum Verwechseln ähnlich; wir hätten es hier also mit einem reinen Atavismus zu tun. Die regenerierte Schere von *A. colchicus* hat Merkmale der regenerierenden Art und könnte nicht mit der Schere von *A. leptodactylus* direkt verwechselt werden. Wir haben hier entweder keinen reinen Rückschlag, d. h. einen Atavismus mit Beimengung von Charakterzügen der regenerierenden Art, oder einen reinen Rückschlag zu einer näher stehenden Übergangsart. Die regenerierte Schere von *A. Kessleri* endlich scheint fast nur die Schmalheit und geringere Dicke mit *A. leptodactylus* gemein zu haben; die Ausbuchtung fehlt auch *A. Kessleri* selbst.

In jedem einzelnen Falle ist das Resultat der Regeneration keine willkürliche Mischung von Merkmalen, sondern ein ganz bestimmtes, konstantes System. Dieses scheint mir theoretisch sehr wichtig, daß die Regeneration aller Scheren immer für jede Art ein ganz typisches Gebilde gibt mit festen Artmerkmalen. Dieses konnte ich besonders an den mir sehr zahlreich zur Verfügung stehenden Exemplaren von *A. fluvialis* konstatieren, wo alle regenerierten Scheren ganz feste Artmerkmale trugen und auch die Messungen, die ich anstellte, so beständige Größenverhältnisse zeigten, wie es eben für die Astacidenarten gilt. Die Worte KESSLERS, daß bei *A. pachypus* die kleinere Schere der Form nach sich fast immer von der größeren unterscheidet, sind dahin zu ändern, daß dieses nicht fast immer, sondern einfach immer geschieht.

Dieses Faktum interessierte mich lebhaft, da ich früher einmal mit dem Gedanken umging, die Variation im Zusammenhange mit der Regeneration und der Teilung und Sprossung zu untersuchen (ich hatte vor allem die Anneliden im Sinne), ob die regenerierenden Teile nicht besonders variationsfähig sind infolge der mehr oder weniger atypischen Bedingungen der hier vorliegenden Prozesse. Unser Beispiel beweist das Gegenteil; und wenn man dasselbe mit der in die Augen fallenden Gleichheit der Individuen einer durch Teilung oder Sprossung entstandenen Kolonie zusammenstellt, so wird man unwillkürlich dem Schlusse zuneigen, daß durch ungeschlechtliche Fortpflanzung die Konstanz der Art, durch geschlechtliche — durch Amphimixis — die Variabilität der Art unterstützt wird.

Wir sahen, daß bei den geschilderten Astaciden die regenerierende Schere schon von Anfang an alle Charakterzüge von *A. leptodactylus* trägt, während die normale Schere derselben Arten gleichfalls von Anfang an schon bei ganz jungen Exemplaren die Artmerkmale der erwachsenen Schere hat und kein dem *A. leptodactylus* ähnliches Stadium durchläuft. Hier besteht demnach der Atavismus nicht in einem »Beharren einzelner Eigenschaften, welche nach dem biogenetischen Gesetz während der Ontogenese vorübergehend erscheinen müßten, um alsbald andern Platz zu machen« (EIMER), sondern im Hervorspringen neuer, in der ontogenetischen Entwicklung sonst nicht eingereicher Formen.

Im Anschlusse an die demnächst erscheinende Arbeit SKORIKOWS, in der er die gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der Flußkrebse auf Grund der geographischen Verbreitung und andrer Merkmale auseinandersetzt, müssen wir *A. leptodactylus* var. *colchica* als die Stammform aller russischen Flußkrebse ansehen; darauf könnte die Regeneration der Schere nach dem Typus von *A. leptodactylus* mit Recht als ein Atavismus gedeutet werden. Die nächstälteste Form ist nach SKORIKOW *A. pachypus*. Bei Regeneration der Schere finden wir bei diesem Krebse unter allen den Typus von *A. leptodactylus* am reinsten wieder, und zwar regeneriert die Schere nicht nach dem Typus der jüngeren Varietät, sondern nach der älteren — var. *colchica*, d. h. die Schere ist nicht säbelförmig nach innen gebogen. *A. colchicus* bildet einen Seitenzweig, der immerhin noch ziemlich alt ist. Bei Regeneration bekommen wir eine Schere von gemischtem Typus. *A. fluvialis* ist nach Ansicht SKORIKOWS sehr alt und von einer noch älteren Art vom Typus von *A. leptodactylus* var. *colchica* abgezweigt. Wir erhalten eine ziemlich typische Schere von *A. leptodactylus*. *A. Kessleri* endlich ist nach Ansicht SKORIKOWS viel jünger und seine Schere ergibt bei Regeneration keinen so typischen Atavismus.

Dieses alles gibt eine Illustration zu der schon a priori sehr wahrscheinlichen Regel, wonach ein Atavismus um so reiner hervortreten muß, je näher die Art, bei der der Atavismus auftritt, zu der Form, zu welcher hin der Rückschlag geschieht, steht. Eine Regel, die natürlich Ausnahmen erleiden kann, sobald andre Bedingungen stark in den Vordergrund treten.

Sehr wichtig und bei jeder Vererbungstheorie zu berücksichtigen und jede solche Theorie unendlich erschwerend ist der Umstand, daß bei der Regeneration der Schere, wie auch in andern Fällen, Merk-

male hervortreten, die ohne zufällige Verletzung weder in der embryonalen Entwicklung, noch sonst zum Vorschein gekommen wären. Es sind gleichsam schlummernde morphologische Möglichkeiten, feste, morphologische, vererbte Gebilde, die unter gewissen Verhältnissen auftreten können und dennoch gewöhnlich von den herrschenden Artmerkmalen überwuchert und unterdrückt sind. Wir sehen hier eine Abhängigkeit der Regeneration vom biogenetischen Grundgesetz, eine Abhängigkeit, die vergebens von HERBST, DELAGE, DRIESCH u. a. geleugnet oder als »nichts erklärend« mißachtet wird. Geben wir selbst zu, daß die Bezeichnung einer Regeneration als atavistisch noch nichts erklärt — trotzdem dieses natürlich falsch ist —, so darf doch keine »Erklärung« der Regeneration das Faktum des Atavismus unbeachtet lassen, es nicht in seine Erklärung aufnehmen, mit einem Worte unhistorisch sein.

Ich habe unterstrichen, daß wir bei Regeneration der Scheren bei jeder Art ein ganz konstantes Gebilde mit typischen Artmerkmalen und sehr geringen Variationen erhalten. Mich interessierte die Frage, ob hier die Ausgangspunkte der Regeneration konstant wären. Es ergab sich, daß sie es in höchstem Grade sind. Vor mir liegen 32 Krebse (*Astacus fluviatilis*), welche in der Freiheit ihre Scheren verloren haben und noch keine Zeit hatten, dieselben zu regenerieren. Ein einziger Krebs von allen wies ein erstes Beinpaar auf, an welchem die Schere allein verloren war, alle übrigen 31 hatten die betreffende Extremität an dem Abschnitte verloren, der vor dem Coxalgliede liegt, und zwar weist dieses Glied eine Naht auf, dasselbe in zwei Teile teilend: den Basipodit und Ischiopodit nach HUXLEY. Längs dieser Naht scheint also immer der Bruch des Gliedes vor sich zu gehen, wie es auf experimentellem Wege schon von DEWITZ nachgewiesen wurde.

St. Petersburg, 1. März 1905.

Literaturverzeichnis.

- DEWITZ, H., Über Abwerfen der Scheren des Flußkrebse. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1884.
 HUXLEY, T., Der Krebs.
 KESSLER, K., Die russischen Flußkrebse. Trav. soc. entomol. russe. T. VIII. 1875. (Russisch.)
 SCHIMKEWITSCH, W., Der turkestanische Flußkrebs. Zool. Anz. Bd. VII. 1886.
 — Über die Artmerkmale und die geographische Verbreitung des Genus *Astacus*. Mitt. d. Gesellsch. d. Freunde d. Naturw. Bd. I. Heft 1. 1886. (Russisch.)

Fig. 1.

Fig. 3.

Fig. 5.

Fig. 2.

Fig. 4.

Fig. 6.

SCHULTZ, E., Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902.

— Études sur la régénération chez les vers. Trav. Soc. Nat. St. Pétersbourg. T. XXXIV. Livr. 4. 1904. (Russisch.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

- Fig. 1. *Astacus fluviatilis*. Links regenerierte Schere.
Fig. 2. *Astacus pachypus*. Rechts regenerierte Schere.
Fig. 3. *Astacus pachypus*. Links regenerierte Schere.
Fig. 4. *Astacus colchicus*. Rechts regenerierte Schere.
Fig. 5. *Astacus Kessleri*. Rechts regenerierte Schere.
Fig. 6. *Astacus leptodactylus*. Links regenerierte Schere.
-