Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen.

III. Mitteilung:

Die Nachkommen der nicht Brutpflegenden *Alytes obstetricans*.

Von

Paul Kammerer.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel XVI und XVII.

Eingegangen am 13. Juli 1909.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einführung	448
II. Rekapitulation von Resultaten aus früheren Arbeiten	451
III. Unterdrückung der Brutpflege durch experimentelle Mittel	454
1. Temperaturversuch	454
a) Auf dem Lande abgelegte Eier, auf dem Lande weiterbehandelt	466
b) Auf dem Lande abgelegte Eier, im Wasser weiterbehandelt .	476
c) Im Wasser abgelegte Eier, auf dem Lande weiterbehandelt .	476
d) Im Wasser abgelegte Eier, im Wasser weiterbehandelt . . .	477
2. Neotenieversuch	483
3. Feuchtigkeitsversuch	490
a) Haltung ganz im Wasser	490
b) Haltung in nasser Umgebung	492
c) Trockenheitsversuch	495
IV. Vererbung der Fortpflanzungsveränderung	497
1. Normale Kontrollkulturen	499
2. Nachkommen aus Eiern, die dem Männchen abgenommen und auf dem Lande gezeitigt wurden	500
3. Nachkommen aus Eiern, die dem Männchen abgenommen und im Wasser gezeitigt wurden	501
4. Nachkommen aus Eiern des Feuchtigkeitsversuches	502
a) Aus Eiern, die den Männchen infolge Wasseraufenthaltes von den Schenkeln gegliitten sind	502
α. Aus derartigen Eiern, die als Wassereier behandelt werden	502
β. Aus derartigen Eiern, die als Landeier behandelt werden	502
b) Aus Eiern, die den Männchen infolge zu großer Nässe des Landaufenthaltes von den Schenkeln gegliitten sind	502

	Seite
c) Aus Eiern, die von den Männchen bei Trockenheit um die Schenkel getragen wurden	502
5. Nachkommen aus Eiern des Temperaturversuches	502
a) Aus Eiern, die von den Männchen auf dem Lande im Stiche gelassen wurden	502
b) Aus Eiern, die von den Männchen im Wasser im Stiche gelassen wurden	508
6. Nachkommen aus Eiern des Neotenieversuches	517
7. Nachkommen der Landlarven	519
a) Der Landlarven aus normalen Landeiern	519
b) Aus Landeiern, in denen die Embryonen bis zu vorgeschrittenen Stadien zurückgehalten waren	522
V. Theoretische Wertung der Ergebnisse	523
VI. Zusammenfassung der Ergebnisse	533
VII. Literaturverzeichnis	539
VIII. Erklärung der Abbildungen	541

I. Einführung.

Anknüpfung und Fragestellung. — Normaler Fortpflanzungsakt der Froschlurche im allgemeinen. — Normaler Fortpflanzungsakt von *Alytes* im besonderen.

Vorliegende Untersuchungen bilden die Fortsetzung meiner Arbeit (1906): »Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*)«, und zwar nur des ersten, ausschließlich von *Alytes* handelnden Teiles, in welchem ich bei dieser Brutpflegenden Anurengattung bisweilen eine beträchtliche Annäherung an die typischen Entwicklungsabläufe andrer, nicht Brutpflegender Froschlurche beobachtet hatte¹⁾.

Warum *Alytes* manchmal von der Brutpflege absah, darüber hatte ich mich in meiner damaligen Arbeit (S. 70ff.) nur vermutungsweise aussprechen können; es war somit der Zweck weiteren Experimentierens, die Ursachen für jenen Wegfall elterlicher Instinkte ausfindig zu machen, bzw. deren Aufgaben seitens der Zuchttiere willkürlich hervorrufen zu können. Es war ferner 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 ohne Brutpflege nach dem Modus der übrigen europäischen

¹⁾ Die genauen Zitate erwähnter Arbeiten sind im Literaturverzeichnis (Kapitel VII) zu ersehen! Die in Kursivschrift gedruckten Worte beziehen sich auf gleichfalls kursiv gedruckte Kennworte des Literaturverzeichnisses.

Froschlurche zur Entwicklung gelangten Geburtshelferkröten sich abermals gleich oder ähnlich ihren Eltern und den gewöhnlichen Fröschen und Kröten, ungleich und unähnlich ihren Großeltern vermehren würden.

Bevor ich diese neuen Züchtungsexperimente ausführlich beschreibe — zwei vorläufige Mitteilungen hierüber (1907 *Fortpflanzungsveränderungen* und 1908 *Erworbene Eigenschaften*) sind bereits erschienen —, wird es nötig sein, nochmals die regelrechte Vermehrungsweise von *Alytes obstetricans*, auch im Vergleiche zu andern ungeschwänzten Amphibien, zu skizzieren, ferner den Inhalt der ersten zitierten Arbeit (1906 *Alytes-Hyla*) kurz zu rekapitulieren, um dem Leser in Erinnerung zu rufen, welche Fortpflanzungsveränderungen, deren Vererbbarkeit geprüft werden soll, denn eigentlich vorlagen.

Die europäischen Gattungen der schwanzlosen Lurche — außer *Alytes* — legen bekanntlich ihre nach hunderten und tausenden zählenden Eier, welche durch klebrige Gallertumhüllungen meist zu Klumpen oder Schnüren vereinigt sind, in stagnierende Gewässer ab. Die Ablage geschieht in der Weise, daß das Männchen sein Weibchen in der Lenden- oder Achselgegend umarmt und ihm in stunden- oder tagelanger Arbeit die Eierlast mittels des Druckes der Vorderextremitäten aus dem Körper preßt; sobald die Eier die Cloake des Weibchens verlassen, spritzt das Männchen seinen Samen darüber hin. Dabei werden dessen Hinterextremitäten abwechselnd kräftig angezogen und wiederum ausgestreckt, so daß Zehen und Füße unwillkürlich oft in die vorquellende Laichmasse eintauchen und beim Strecken des Beines deren Austreten befördern müssen, da sie hierdurch geradezu aus der Cloake hervorgezogen wird. So übt das Männchen nicht nur derjenigen Gattung, die hiervon den Namen (»Geburtshelferkröte«) erhalten hat, sondern auch dasjenige andrer Anurengattungen, laut HÉRON-ROYER (1878) besonders ausgesprochen bei *Bufo*, *Pelobates* und *Pelodytes*, eine Art Geburtshilfe aus. Im Wasser beginnen die Gallerthüllen alsbald aufzuquellen, verlieren hierdurch ihre Klebrigkeit und bleiben am Ort des Ablegens liegen, ohne daß sich die Elterntiere weiter darum kümmern. Das Freiwerden der ausschlüpfreifen Embryonen erfolgt meist einfach durch Mazeration der Eihüllen; unterstützt wird deren Zerreißen bisweilen dadurch, daß die Larven ihren zusammengekrümmten Rumpf wiederholt rasch ausstrecken. Das Entwicklungsstadium, auf welchem das Verlassen des Eies stattfindet, ist zwar nicht bei allen Gattungen und Arten

dasselbe, doch kann es im allgemeinen dadurch gekennzeichnet werden, daß noch keine Kiemen vorhanden sind; die Kiemenspalten sind noch geschlossen und nur von Entodermfalten gebildet, welche die Haut berühren. Erst nach Tagen wachsen auf den Kiemenbögen verästelte Kiemenbäumchen nach außen, die einige weitere Tage darauf durch innere, dem Hinterrande der Kiemenbogen reihenweise auf-sitzende Kiemenblättchen ersetzt werden. Jetzt erst auch gelangen die Larven in den Besitz horniger Kiefer, mittels welcher sie an festen Gegenständen nagen und sich an ihnen anheften, während sie letzteres zur Ausschlüpfzeit und unmittelbar danach nur mit Hilfe zweier ventral von den Unterkieferwülsten befindlicher Sauggruben zu tun vermochten.

Die Gattung *Alytes* laicht nicht im Wasser, sondern auf dem Lande, und ihre Eier, welche durch eine klebrige Gallertumhüllung zu einreihigen Schnüren verbunden erscheinen, sind nur 18—86 an der Zahl, aber von hervorragender Größe, die durch besonderen Reichtum an Dotter bedingt wird. Das Männchen umklammert sein Weibchen um die Lenden und leistet ihm Geburtshilfe, indem es den Laich nicht nur aus der Cloake herausdrückt, sondern sein Austreten auch durch Ziehen und Stemmen mit den Hinterbeinen unterstützt. Da die Eier nach Verlassen des mütterlichen Körpers nicht ins Wasser gelangen, können ihre Gallerthüllen nicht aufquellen; infolgedessen verlieren sie auch nicht sogleich ihre Klebrigkeit, sondern bleiben an den Hinterschenkeln des Männchens haften und wickeln sich vermöge der Bewegungen, welche das Männchen unausgesetzt mit seinen Beinen vollführt, eng um jene herum. In etlichen Stunden nach der Entbindung ist die Gallerthülle zwar auch hier nicht mehr klebrig geblieben, dafür aber ist sie eingeschrumpft, ist zäh, beinahe hart geworden, so daß sie nun doch nicht von den Schenkeln des väterlichen Tieres herabfällt, sondern ihnen wie eine Fessel (daher der Name »Feßlerkröte«) aufsitzt. In dieser Stellung verbleiben sie bis zum Ende der Embryonalentwicklung. Sie werden vom Männchen so lange herumgeschleppt (»Eiertragende Kröte«), bis die Embryonen zum Auskriechen bereit sind; eines der häufigen Bäder ihres Erzeugers gibt ihnen schließlich Gelegenheit, die Hüllen, welche sie schon vorher mit ihren Hornkiefen bearbeitet hatten, unter Zuhilfenahme von Rumpfmuskeltätigkeit gewaltsam zu durchbrechen und ins Wasser zu entkommen. Hier vollenden sie ihre nachembryonale Entwicklung gleich andern Froschquappen; nur brauchen sie hierzu in der Regel mehr als ein volles Jahr, während

jene meist schon im ersten Sommer zu vierbeinigen Fröschen und Kröten werden. Das Entwicklungsstadium, auf welchem die *Alytes*-Embryonen das Ei verlassen, ist ein weitaus vorgerückteres als bei unsern übrigen Froschlurchen; das kiemenlose und das Larvenstadium mit äußeren Kiemen (mithin auch das Sauggrubenstadium) werden hier noch innerhalb des Eies durchlaufen und sind durch den Besitz eines mächtigen Dottersackes ausgezeichnet; die Larven sind bereits vor dem Ausschlüpfen im Besitz der Hornkiefer, welche ihnen, wie erwähnt, wichtige Dienste beim Durchbrechen der Hüllen leisten, sowie auch im Besitze innerer Kiemen.

II. Rekapitulation für vorliegende Arbeit wichtiger Resultate aus früheren Arbeiten.

Die Veränderung der soeben geschilderten Fortpflanzungstätigkeit von *Alytes*, soweit ich sie 1906 erzielt hatte, bestand in deren teilweiser Zurückführung in die ursprünglicheren Zeugungsverhältnisse der übrigen Ecaudaten Europas:

1) Die den väterlichen Tieren gewaltsam abgenommenen Eier entwickeln sich ohne die ihnen normalerweise zuteil werdende Brutpflege des Männchens ebenso gut und rasch, wie mit jener Brutpflege.

2) Feuchtigkeit, Helligkeit und höhere Temperatur, ebensowohl jeder dieser drei Faktoren für sich allein, wie mit den andern beiden kombiniert, wirken beschleunigend; Trockenheit, Dunkelheit und niedrige Temperatur in gleicher Weise verzögernd auf die Entwicklung der *Alytes*-Embryonen ein.

3) Die frisch ausgekrochenen *Alytes*-Larven befinden sich, unabhängig von den Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen, denen die Eier ausgesetzt waren, und unabhängig von Ausübung oder Wegfall männlicher Brutpflege, annähernd auf ein und derselben Entwicklungsstufe; jedoch ist es mit Hinzuziehung erhöhter Temperatur in Verbindung mit trockener Umgebung möglich, die *Alytes*-Embryonen bis zu vorgeschrittenen Ausbildungsgraden im Ei festzuhalten.

4) Einzelne Eier vermögen sich selbst dann zu entwickeln, wenn man sie nicht auf dem Lande in bloß feuchter Umgebung aufbewahrt, sondern gleich nach dem Ablegen ins Wasser legt; ihre Gallerthüllen quellen dann gerade so auf, wie diejenigen andrer Anureneier.

5) Im Wasser befindliche *Alytes*-Eier entlassen ihre Larven auf einem relativ niedrigen Stadium, nämlich solange sie noch äußere Kiemen tragen. Ihre Befreiung erfolgt, da sie noch keine Hornzähne besitzen, lediglich durch Zusammenkrümmen und Wiederausrecken des Rumpfes, infolge welcher Bewegung die Hüllen zerplatzen.

6) Die Larven, welche sich in derartigen Wassereiern entwickelt haben, brauchen zu ihrer postembryonalen Entwicklung auch ohne sonstige beschleunigende Einflüsse nur 3—4 statt ungefähr 15 Monate. Beschleunigung der Metamorphose kann außerdem durch Helligkeit, hohe Temperatur, geringe

Quantität und mechanische Bewegung des Wassers (Luft- und Wasserströmungen, Wirbel, Wellenschlag), sowie durch Verwundungen und knappe Nahrungszufuhr nach vorausgegangener intensiver Ernährung erreicht werden.

7) Der *Alytes*-Embryo kann auf dem mit äußeren Kiemen versehenen, noch hornkieferlosen Stadium auch aus einem in normaler Umgebung befindlichen Landei durch operativen Eingriff entnommen und in eine frei im Wasser lebende Larve verwandelt werden. Alle so behandelten Exemplare wachsen zu partiell neotenischen Tieren heran, d. h. sie brauchen länger bis zur Metamorphose als normal, verharren 2 Jahre und länger im Larvenzustande. Verzögerung der Metamorphose kann außerdem durch Dunkelheit, niedrige Temperatur, Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, intensive Nahrungszufuhr nach vorausgegangener knapper Ernährung erreicht werden.

8) Bei allen, sowohl den sub 5 als auch den sub 7 erwähnten, vorzeitig dem Ei entkommenen Larven unterliegen die äußeren Kiemen, das Integument und andre Teile des Körpers adaptiven Veränderungen, welche durch das Wasserleben bedingt sind. Die deutlichsten dieser Veränderungen betreffen die Kiemen, welche sich durch Verkürzung, und zwar reine Resorption oder nebenhergehendes Abfallen der Spitzen (Verminderung der respirierenden Oberfläche, durch Epithelverstärkung, Pigmentvermehrung und Capillargefüßverminderung der Wasseratmung anpassen.

9) Die aus Landeiern hervorgegangenen, bereits mit inneren Kiemen versehenen Larven bleiben, wenn sie statt ins Wasser auf nur feuchten Erdboden gelangen, daselbst bis zu 4 Wochen am Leben. Durch Hautverdickung, frühreife Entwicklung der Hautdrüsen und Lungen, laterale Verstärkung der Muskelpartie und Verschmälerung der Saumpartie des Schwanzes, sowie durch zweckmäßige Reaktionen rein physiologischer Natur passen sich jene »Landlarven« dem Luftmedium an. Der Rest ihrer postembryonalen Entwicklung muß im Wasser verlaufen und zeichnet sich durch gedrängte Kürze aus. Die Hornkiefer werden abgeworfen und es klappt das weite Froschmaul, noch ehe die Vorderbeine erscheinen.

10) Einige Male legten gefangene Geburtshelferkröten bestimmten Fundortes (Münster i. Westf.) ihre Eierschnüre freiwillig ins Wasser statt auf dem Lande ab; sie wurden den Weibchen von deren Männchen aus der Cloake gezogen und befruchtet, aber das Wickeln um die männlichen Schenkel und das Umhertransportieren unterblieb.

Die Ursachen, welche in diesen Fällen das spontane Unterlassen der Brutpflege herbeigeführt hatten, konnten damals nicht als festgestellt gelten; sie wurden nur vermutungsweise und ganz oberflächlich auf die komplexen, allgemeinen Veränderungen bezogen, die unvermeidlicherweise mit Übertragung der Tiere aus dem Freileben ins Gefangenleben verbunden sind, — Veränderungen, zu denen der Anstoß vielleicht schon im Freileben dadurch gegeben war, daß die Geburtshelferkröte, eine spezifisch westeuropäische Art, in Ausbreitung nach Norden und Osten begriffen sei und also die Gebiete, wo sie ihre eigentümliche Fortpflanzung ursprünglich erworben haben mußte, zum Teil bereits verlassen habe.

Wie in zwei vorläufigen Mitteilungen vom Jahre 1907 und 1908 bereits angegeben, gelang es mir bald, einen Faktor zu ermitteln, bei dessen Einwirkung *Alytes* ihre Brutpflege aufgeben: der Laich wurde zunächst gewöhnlich noch auf dem Lande abgesetzt, aber das Männchen übte keine Brutpflege aus, ja es strampelte die Laichsehnur ab, wenn sie an seinen Schenkeln kleben bleiben wollte, und ließ sie unbeachtet liegen; schließlich wurden die Eier aber ins Wasserbecken abgesetzt, wo ein Ankleben infolge des sofortigen Quellens der Gallerte ohnehin nicht stattfindet. Nichtsdestoweniger ist, wie ebenfalls bereits erwähnt, auch in diesem Falle ein gewisser Prozentsatz von Larven imstande, die Entwicklung gut zu absolvieren, und aus den Wassereiern schlüpfen solch widerstands- und anpassungsfähige Larven auf früherem Stadium als sonst, nämlich noch mit äußeren Kiemen und noch nicht mit Hornkiefern versehen. Der Faktor aber, welcher den Eintritt dieses veränderten, demjenigen der andern Froschlurche schon fast gleich gewordenen Zeugungsablaufes gewährleistet — falls nämlich die Versuchstiere überhaupt zur Fortpflanzung schreiten —, besteht in konstanter Erhöhung der normalen Temperatur auf 25—30 Grad C.

Hiermit ist zugleich festgestellt, daß ich mit meiner Vermutung (1906 *Alytes-Hyla*) Recht behalte, die veränderten Gefangenschaftsbedingungen seien schuld daran gewesen, daß einige unter vielen Geburtshelferkröten, welche ihre normale Brutpflege beibehielten, diese seiner Zeit plötzlich aufgaben. Ein Faktor nämlich, welcher sich mit Gefangenhaltung von Tieren unsrer geographischen Breiten fast stets verbindet, ist Temperaturerhöhung, die schon durch den Fortfall des Winters bewirkt wird; und eben dieser Faktor erscheint in meinen neuen Versuchsreihen isoliert, konzentriert und in solcher Anwendungsart fürs Aufhören der Brutpflege prompt und regelmäßig wirksam. Die andre Vermutung (1906), wonach die Tendenz zur Aufgabe der Brutpflege schon vom Freileben abzuleiten sei, vom Freileben in Gebieten, welche vom ursprünglichen Verbreitungscentrum der Geburtshelferkröte entfernt liegen, wird sich wahrscheinlicherwise als irrig herausstellen: denn das Wandern von *Alytes* erfolgt aus Westen nach Osten und Norden, führt somit in Gegenden, deren Klima ihnen keine Temperaturerhöhung bringen kann; anderseits üben die Geburtshelferkröten des Südens (Spaniens und Portugals) ebensogut ihr charakteristisches Pflegegeschäft aus, wie diejenigen des hypothetischen Ausgangspunktes, des Westens (Frankreichs und Belgiens). Auch liegen, wie ich inzwischen erfuhr,

nicht die mindesten Anhaltspunkte vor, welche ein Aufgeben der Brutpflege bei den Geburtshelferkröten Westfalens, an denen ich einmal eine solche Abweichung bemerkte, häufig oder gar zunehmend und regelmäßig erscheinen ließen. Natürlich bleibt die Möglichkeit offen, daß außer der Wärme — wie ich solches für *Salamandra* festgestellt hatte (1907 I. und II. Mitteilung) — noch andre Faktoren, z. B. Feuchtigkeitserhöhung, an der Entdifferenzierung des Zeugungsvorganges mitarbeiten.

Doch von diesen weiteren Versuchen soll der folgende Abschnitt berichten.

III. Unterdrückung der Brutpflege durch experimentelle Mittel.

1. Temperaturversuch.

Die Beobachtung (1906 *Alytes-Hyla*), daß von fünfunddreißig am 18. April 1905 aus Münster in Westfalen bezogenen Geburtshelferkröten am 21. April nur zwei Männchen sich mit Eiern beluden, während diese von den übrigen 12 Männchen liegen gelassen wurden, veranlaßten mich sofort, durch Isolierung derjenigen Faktoren, welche bei Überlegung des Tatbestandes in Betracht kamen, der Ursache jener auffallenden Erscheinung nachzuspüren.

Als Material für diese Versuche verwandte ich jedoch nicht die westfälischen Geburtshelferkröten; diese hätten, da sie schon ohne beabsichtigte Anwendung bestimmter Faktoren und so knapp nach ihrer Gefangennahme fast durchwegs dem Pflegeinstinkt untreu geworden waren, keine einwandfreien Resultate geliefert. Ich stellte die neuen Zuchtversuche vielmehr mit einem *Alytes*-Materiale auf, welches sich schon seit Sommer 1903 in meinem Besitze befand und damals von mir selbst in Appenzell (Schweiz) gesammelt worden war; es bot den großen Vorteil, daß ich die Aufenthaltsbedingungen des Fundortes kannte; ich wußte, daß dort stets Brutpflege stattfindet; endlich hatten sich diese Kröten während ihrer Gefangenhaltung bis Frühjahr 1905 bereits dreimal (im Herbst 1903, im Frühjahr und Herbst 1904) fortgepflanzt und dabei keinerlei vom normalen Brutgeschäft abweichende Erscheinungen gezeigt, da sie unter Bedingungen gepflegt wurden, welche denen des Freilebens möglichst genau entsprachen.

Zur Zeit des Versuchsbeginnes (25. April 1905) hatten diese Tiere noch nicht abgelaicht, doch ließen die Männchen bereits seit Wochen ihre glashellen Stimmen erschallen, und auch der Leibesumfang der

Weibchen ließ darauf schließen, daß bis zum Eintritt der diesjährigen Legeperiode nicht mehr lange gewartet werden müsse. Die Tiere wurden in 3 Partien zu je 15 Männchen und 15 Weibchen (die jetzt als solche sehr leicht kenntlich waren, wogegen die Unterscheidung der Geschlechter nach äußeren Merkmalen in der übrigen Zeit des Jahres eine schwierigere, aber mit Hilfe der von v. BEDRIAGA (S. 350) angegebenen Kennzeichen durchaus möglich ist) untergebracht, und zwar in sorgfältig und streng gleichmäßig eingerichteten Behältern, sogenannten Terrarien, wie ich sie in früheren Arbeiten (1904, S. 176 ff., 1906 S. 54, 55) beschrieben habe. (Siehe diesbezüglich auch den Literaturnachweis PRZIBRAM 1908/9, S. 249 ff.). — Eine vierte Partie, die Stammkultur, welche mehrere hundert Geburtshelferkröten enthält und in welche alles neuerworbene *Alytes*-Material fließt, wurde im Freien untergebracht.

Das eine Terrarium blieb an seinem bisherigen Platze stehen, wo die Tiere dreimal eine normale Fortpflanzungsperiode absolviert hatten. Die Temperatur des betreffenden im Winter ungeheizten Raumes ist eine schwankende, steigt aber, da schattig gelegen, auch im Sommer selten über gewöhnliche Zimmertemperatur (17 Grad C.), so daß der Raum dann als kühl empfunden wird; im Winter sinkt die Temperatur öfter bis nahe an den Gefrierpunkt, so daß seine Bewohner dann in Erstarrung fallen — Winterschlaf halten, der nur etwas kürzer ist und häufiger unterbrochen wird als im Freileben.

Das zweite Terrarium kam in einen Raum, der Sommer und Winter, Tag und Nacht künstliche Wärmezufuhr empfängt und wo die Temperatur nur zwischen 25 und 30 Grad C. schwankt.

Das dritte Terrarium — nach einwöchentlicher Gewöhnungsfrist im vorerwähnten Zimmer — kam in einen ständig auf 37 bis 40 Grad C. erhitzten Raum.

Die vierte Kultur kam, um die normalen Bedingungen noch vollständiger zu kopieren, als es im Gebäude überhaupt möglich ist, in ein Freilandterrarium (Beschreibung siehe KAMMERER 1907 I. u. II. Mitt., sowie PRZIBRAM 1908/9). Dieses ist zugleich die Stammkultur, der Material-Aufstapelungsort und die Materialquelle für alle neu einzuleitenden Versuchskulturen¹⁾.

¹⁾ Versuchsanordnung und Anzahl der Exemplare, mit denen jeder einzelne Versuchsbehälter beschickt wird, ist in Obigem ein für allemal detailliert; sie sind in denjenigen Versuchen, welche dem Temperaturversuch folgen, in möglichst analoger Weise durchgeführt, der Raumersparnis halber aber nicht mehr in dieser Ausführlichkeit angegeben.

Im Terrarium I (mit Normaltemperatur) war am 29. April 1905 bereits ein Männchen mit Eierballen auf den Schenkeln (Taf. XVI Fig. 1) anzutreffen, es mußte seinem Weibchen in der vorausgegangenen Nacht Geburtshilfe geleistet haben. Die übrigen, soweit sie sich an der Fortpflanzung beteiligten — eines schien krank zu sein und schied aus — waren bis zum 6. Mai ebenso beladen. Der Laichballen des Männchens, welches den Reigen eröffnet hatte und daraufhin isoliert worden war, entließ die Larven am 5. Juni. Sie waren, wie nicht anders zu erwarten, beim Ausschlüpfen bis zum Stadium mit Hornkiefern und inneren Kiemen gediehen und maßen 16—17 mm von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze (Fig. 3 u. 3a).

Stadium	Datum	Maße in Millimetern
Ablage der Eier	28.—29. IV. 05	3½—4 (Durchmesser)
Ausschlüpfen der Larven	5. VI. 05	16—17 (von Schnauzen- zur Schwanzspitze)
Hinterbeine ausdifferenziert	16. IX.—10. X. 05	49—52
Vorderbeine durchgebrochen	20.—24. VII. 06	54—56
Metamorphose vollendet (letzter Schwanzrest absorbiert)	31. VII.—5. VIII. 06	23—25 (von Schnauzenspitze zum Steiß)
Letzte Messung (Tiere arterwachsen = idiometrisch ¹⁾)	1. IV. 09	45—48

Obenstehende Tabelle veranschaulicht ihre weitere Entwicklung (Fig. 4—7), welche als Paradigma einer normalen *Alytes*-Entwicklung gelten darf und im Vergleich mit unsern weiteren Resultaten, bzw. zur richtigen Deutung und Auswertung derselben, noch von Belang sein wird.

Die Ergebnisse im Terrarium IV (Garten) brauchen wir hier nach gar nicht besonders anzugehen. Trotzdem in einem Freilandzwinger, seiner Ausdehnung und zahlreichen Versteckgelegenheiten

¹⁾ Erklärung dieses Ausdruckes bei PRZIBRAM-WERBER, 1907, S. 623.

wegen, die Kontrolle erheblich schwieriger auszuüben und namentlich mit unverhältnismäßig größerem Zeitaufwand verbunden ist, bewegen sich die Befunde innerhalb der in obiger Tabelle aus Terrarium I veranschaulichten Variationsbreite. Sie sind immerhin sehr willkommen als Revision, daß hier wie dort tatsächlich völlig normale Verhältnisse bestehen.

Dasselbe trifft auch von den folgenden Laichperioden zu, denen des Herbstes 1905, Frühlings und Herbstes 1906, 1907 und 1908, Frühlings 1909; und ebendasselbe gilt von den Nachkommen aus jenen Kulturen, welche inzwischen ab Frühling 1907 und früheren Jahren geschlechtsreif geworden sind und sich zum nicht geringen Teil neuerdings fortgepflanzt haben. Zugleich ersieht man aus dieser Darlegung, daß die Geburtshelferkröten, zum mindesten in den äqualisierenden Bedingungen des Gefangenlebens, zwei Laichperioden im Jahre absolvieren, von denen die eine ins Frühjahr (zumeist in den April), die andre in den Herbst (zumeist September) fällt. Im Freileben ist dies in milden Klimaten und langen Sommern ebenfalls zutreffend, sonst nicht; dementsprechend würde die eigentlich zu Recht bestehende zweimalige Laichperiode von manchen Forschern, die das Freileben von *Alytes* verfolgt haben, (z. B. HÉRON-ROYER 1878) angegeben, von andern (z. B. DÜRIGEN) geleugnet. Bei den in warmen Räumen vor sich gehenden Laichperioden bleibt die jährliche Zahl derselben mit zwei bestehen; allein es tritt meist eine allmähliche rückläufige Verschiebung ein, derzufolge die Frühlingsperiode schließlich in den Spätwinter, die Herbstperiode in den Spätsommer verlegt wird. Noch größere Unregelmäßigkeiten der natürlichen Laichperioden sind in den bisherigen *Alytes*-Zuchten nicht vorgekommen, so daß die Periodizität länger und in höherem Grade erhalten bleibt, als beispielsweise bei den Salamandern, wo man in alten Gefangenschaftszuchten zu keiner Zeit des Jahres vor plötzlich eintretenden Geburten sicher ist und daher viel schärfer und ununterbrochener kontrollieren muß.

Im Terrarium II (25—30 Grad) begann die Laichtätigkeit am Abend des 30. April 1905. Es war sofort zu sehen, daß hier von einem regelrechten Beladen mit Eierschnüren seitens der Männchen keine Rede sein konnte. Zwei Männchen machten schüchterne Versuche hierzu: bei ihnen haftete der Laich auch eine nur nach 3—4 Stunden zählende Weile, glitt aber schließlich zu Boden, wie es bei den übrigen schon sofort geschehen war. In der allerersten Zeit der Laichperiode fand man solch abgestreifte, ver-

wirrte Schnüre allenthalben im Behälter verstreut, sowohl innerhalb als auch außerhalb des Wassers. Allmählich aber konzentrierten sich die Laichmengen auf das Wasserbecken und waren nicht mehr verknäult, sondern lagen in Gestalt aufgerollter, gut als solche erkennbarer Schnüre auf dem Grunde des Bassins.

Die Männchen leisteten zwar durch die bekannten Bewegungen ihrer Hinterextremitäten Geburtshilfe, aber nicht in dem unter allen europäischen Froschlurchen höchst ausgebildeten Grad, wie er *Alytes* charakterisiert, sondern nur in demjenigen minder vollkommenen Grad, wie er auch bei andern Anuren, z. B. *Bufo* und *Pelobates*, anzutreffen ist; die Weibchen schritten daher wiederholt zur Selbsthilfe, wenn es ihnen gelang, ein Stückchen Laichschnur, das aus der Cloake gepreßt worden war, an irgend einem Gegenstande, am ehesten einem Pflanzenstengel oder einem kantigen Stein, durch Andrücken (Ankleben) so zu befestigen, daß sie sodann, in entgegengesetzter Richtung daran zerrend, die ganze Laichschnur herauszogen. Um das anfänglich schwierige Haften an dem als unterstützende Widerlage dienenden Gegenstände zu sichern, krochen sie im Kreise um diesen und umwickelten ihn mit der ganzen Schnur, welche zum Schlusse in wohlgeordneten, zuerst engen, dann weiteren Windungen liegen blieb. Wir finden in diesem bei *Alytes* abnormalen Vorgang die rein mechanische Erklärung, weshalb viele Froschlurche, besonders die in langen Schnüren laichenden Bufoniden, ihre Eier so gern knäueförmig um Wasserpflanzen, im Wasser liegendes Reisig, Pfähle u. dgl. winden; wiederholt ist darin eine Fürsorge für den Laich, der hierdurch vor dem Weggeschwemmtwerden an ungünstige Stellen behütet wird, erblickt worden; verständlich ist jener Akt aber bereits aus dem Bestreben des mütterlichen Tieres, sich möglichst rasch und in einer mechanisch zweckmäßigen Weise von seiner Last zu befreien.

Fragen wir jetzt nach den Gründen, welche die *Alytes*-Pärchen veranlaßten, in hohen Temperaturen so prompt von jeder Brutpflege abzusehen, und warum diese Wirkung der Wärme sowohl bei denjenigen Geburtshelferkröten eintrat, welche sich in Gefangenschaft vorher schon wiederholt unter Einhaltung der normalen Brutpflege fortgepflanzt hatten, als auch bei jenen, die frisch aus dem Freileben in die höhere Gefangenschaftstemperatur gebracht worden waren (KAMMERER 1906 *Alytes-Hyla*, S. 69), so werden wir abermals zunächst rein mechanische Ursachen dafür verantwortlich sehen. Daß hier noch keine Instinktvariation, überhaupt keine direkte Beein-

flussung des Instinktes durch die hohe Temperatur vorliegt, dürfte schon aus deren überaus rascher Wirkung hervorgehen: denn Geburtshelferkröten, welche vorher nachweislich bei ihrem Fortpflanzungsgeschäfte Brutpflege ausgeübt hatten, hörten bei einer Laichperiode, welche bereits vier Tage nach dem Übertragen in die Wärme begann, der also die verschiedensten periodischen Erscheinungen der Geschlechtswege und Geschlechtsinstinkte bereits vorausgegangen sein mußten, plötzlich damit auf, ihrer Brut irgendwelche Fürsorge angedeihen zu lassen.

Nun wurde schon oben bei Beschreibung des normalen Fortpflanzungsmodus und bei Rekapitulation der Ergebnisse früherer Arbeiten darauf Bedacht genommen, aus der Darstellung die wichtige Rolle hervorgehen zu lassen, welche die Beschaffenheit der gallertigen Eihülle spielt: es wurde ihre anfängliche Klebrigkeit betont, welche bei den normalen Landeiern durch Eingehen und Trockenwerden, bei den experimentellen Wassereiern durch Aufquellen einige Zeit nach der Ablage aufhört. Während des Eintrocknungsprozesses an der Luft bleibt die Klebrigkeit unter normalen Verhältnissen viel länger erhalten, als während des Aufquellungsprozesses im Wasser, und jener Umstand begünstigt das anfängliche Haftenbleiben der Schnur an den Schenkeln des Männchens, und das nachträgliche Einschrumpfen der Masse ist hier dazu angetan, jenes anfänglich nur lose Haften erst recht zu sichern und dauerhaft zu machen.

Diese Verhältnisse sind nicht etwa bloß vermutungsweise aus den Wandlungen in der Qualität der Gallerthülle erschlossen, sondern ich habe sie experimentell an andern Anurenarten, welche keine Brutpflege ausüben, geprüft. Die Gallerthüllen aller Anureneier sind, ehe sie im Wasser aufquellen oder an der Luft eintrocknen, bis zu einem gewissen Grade klebrig, wenn auch lange nicht in dem Grade wie bei *Alytes*. Dennoch kann man öfter an Fröschen und Kröten, welche in Gefangenschaft bei zu kleinem oder fehlendem Wasserbecken außerhalb des Wassers kopuliert haben, sehen, wie ihnen Teile der Laichmasse tagelang an Gesäß und Hinterbeinen kleben bleiben. Dies machte ich mir in der Weise zunutze, daß ich mehreren Anurenspecies beiderlei Geschlechts die befruchteten Eiermassen selbst um die Hinterschenkel wand und sie nach Tunlichkeit am Abstreifen derselben verhinderte. Am wenigsten eignen sich hierzu alle in Klumpen laichenden und sämtliche in weiten Sprüngen sich fortbewegenden Formen, also namentlich die echten Frösche (*Rana*), anderseits aber auch die fast nur kriechenden Formen, wie

die Erdkröte (*Bufo vulgaris*), deren lange Schnüre sich zwar sehr bequem wickeln lassen, aber leicht in Verlust geraten, wenn die Hinterbeine bei der langsamen Fortbewegung ihrer ganzen Länge nach ausgestreckt werden und öfters sogar sekundenlang in solcher Stellung verharren. Besser eignen sich da noch die Wechselkröten (*Bufo viridis*), die sich in kurzen Sprüngen fortbewegen, bei denen die Hinterbeine zwar ebenfalls ausgestreckt, aber auch sogleich wieder angezogen werden. Das beste Objekt für Versuche mit künstlicher Brutpflege à la *Alytes* ist aber die Knoblauchskröte (*Pelobates fuscus*), deren Eierschnüre zwar wegen ihrer Dicke und Kürze nicht so gut zum Umwickeln taugen wie diejenigen von *Bufo*; *Pelobates* bewegt sich aber — und das ist die Hauptsache — so wenig, daß ein Herabgleiten der einmal die gewünschte Lage einnehmenden Schnur fast ausgeschlossen erscheint. Die Knoblauchskröte, eine der Geburtshelferkröte in vieler Beziehung durch Konvergenz ähnliche Art, gräbt sich nämlich sofort in die Erde ein; sie besorgt dies zwar mit den Hinterextremitäten, namentlich mit deren äußerem Metatarsalhöcker, drückt aber die Oberschenkel dabei trotzdem so eng an den Rumpf, daß die Eier nicht abfallen können. Einmal verscharrt, bewegt sich das Tier oft wochenlang gar nicht mehr, wenn nur die Erde ihm genügende Feuchtigkeit bietet. Andernfalls wandert es allnächtlich zum Wasserbecken. Aber alle seine Bewegungen geschehen so ruhig, Sprünge und weit ausholendes Kriechen sind so selten, daß der Knoblauchskröte eine geradezu ideale Veranlagung zur Brutpflege zuerkannt werden muß. Es kam in der Tat zur Bildung ähnlicher Bürden von sich entwickelnden Eiern, wie sie normalerweise vom Männchen der Geburtshelferkröte getragen werden. Ich beabsichtige diese Versuche, falls ich sie zu vollständigeren Ergebnissen führen kann, als sie heute vorliegen, in besonderer Abhandlung zu veröffentlichen; gegenwärtig sollen sie mir nur zum Beweise dafür dienen, daß ich die Bedeutung der Klebrigkeit und ihres nachherigen Aufhörens richtig erkannt habe.

Ist nun die Temperatur eine übernormale, dann geht der Eintrocknungsprozeß der *Alytes*-Eier, falls diese auf dem Lande abgelegt worden sind, so rasch vor sich, daß die Klebrigkeit schon, während das Männchen noch damit beschäftigt ist, dem Weibchen die Eierschnur aus der Cloake zu ziehen, nicht mehr den gewünschten Grad besitzt. Noch schneller als die eigentliche Eiumhüllungsgallerte erhärtet diejenige der Verbindungsstränge zwischen Ei und Ei; sie schneidet in die Schenkelhaut der Männchen ein, welche im Begriffe

sind, sich damit zu beladen, tiefe Striemen und Beulen daselbst zurücklassend. Das Umwickeln seiner Schenkel bereitet folglich dem Männchen in hoher Temperatur beträchtliche Schwierigkeiten, wenn nicht sogar Schmerzen, und führt zu einem Aufgeben des unausführbar erscheinenden Geschäftes.

Um dieses Aufgeben eventuell zum Ausgangspunkte einer Instinktvariation werden zu lassen, wurde ein besonderes (5.) Terrarium unter den gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen, jedoch ohne Wasserbecken aufgestellt und mit einigen Geburtshelferkrötenpärchen aus der Stammkultur (Freilandterrarium) besetzt. Ohne Entziehung des Wasserbeckens war nämlich aus dem Grunde nicht darauf zu rechnen, daß eine Instinktvariation daraus werde, weil ja gegen Ende derselben und während aller späteren Laichperioden sämtliche Laichschnüre stets in jenes abgelegt wurden. Nun aber war dies in der Sonderkultur, wo sich die Kröten zur Anfeuchtung ihrer Haut mit dem künstlich gespendeten Tau, zur Ablage ihrer Eier mit dem hiervon schwach feucht gebliebenen Erdboden begnügen mußten, ausgeschlossen. Der Sonderversuch war insofern lehrreich und nicht vergeblich angestellt worden, als er eine mehrmalige Wiederholung des vorhin geschilderten Laichvorganges zu sehen gestattete: immer bewirkte die hohe Temperatur ein so schnelles Eingehen der Gallerte, daß deren Befestigung an den Schenkeln den betreffenden Männchen zur Plage gereichte und von ihnen unterlassen wurde. Indessen von einem Gelingen des Versuches bis zu einem weiteren Stadium als diesem kann nicht gesprochen werden: die Tiere zeigten bald Krankheitssymptome, weil sie die ihnen gewohnten Bäder entbehren mußten; namentlich konnten sie ohne Bäder bei der Häutung die abzustreifende Epidermisschicht nicht vollständig loswerden, auch traten die in vielen Lurchzuchten so verderblichen geschwürigen Wunden auf. Es gab zwei Wege, die Tiere gesund zu erhalten, welche beide mit Fehlschlägen des eigentlichen Versuchszieles, Erlangung einer Instinktabänderung, gleichbedeutend waren: entweder Gewährung größerer Feuchtigkeit im Gesamtbehälter, ohne Wasserbecken, allenfalls nur Naßhaltung eines Stückes vom Terrariumboden; dann trocknete aber, zumal die Tiere sich zum Ablegen immer den feuchtesten Teil aussuchten, die Gallerte nicht so rasch ein, als daß es den Männchen nicht vorher gelungen wäre, das Umwickeln zum guten Ende zu führen. Oder Gewährung des Wasserbeckens während der übrigen Zeit des Jahres, Entziehung erst knapp vor Eintritt der Laichperiode: dann war dennoch wieder keine Instinktvariation vor-

handen, wie sich zur Genüge daraus ergab, daß die mißglückten Versuche der Männchen, die zu hart gewordenen Eierschnüre um jeden Preis auf die Schenkel zu zwingen, sich mit jedem Male ungeschwächt erneuerten.

Wir sahen, daß im Verlauf der in hoher Temperatur verbrachten Laichperiode immer mehr und mehr Eierschnüre überhaupt nicht auf dem Lande, sondern ins Wasserbecken abgesetzt wurden. Auch für diese Erscheinung und ihre im Wegfall der Brutpflege bestehenden Folgen ist man um eine mechanische Erklärung nicht verlegen: die für in Rede stehende Amphibien ungewöhnlich hohe Temperatur selbst ist es, welche sie antreibt, das Wasser viel häufiger aufzusuchen und länger darin zu verweilen, als ihre fast ausschließlich terrestrische Lebensweise es ihnen sonst gebietet. Es ist ja doch allgemein zu beobachten, daß Tiere, welche ihnen nicht zusagende Temperaturhöhen auszuhalten haben, im Wasser Kühlung suchen. Der so ausgedehnte Wasseraufenthalt bringt es weiter mit sich, daß im Bassin, wo nun die ganze Gesellschaft brünftiger Männchen und Weibchen sich beisammen findet, auch die Copulationen und Entbindungen stattfinden; und daß hier, infolge sofortigen Aufquellens der mit dem Wasser in Berührung kommenden Gallerte, überhaupt kein Ankleben, daher auch nicht jene so wichtige Erstlingsbefestigung um die Schenkel der Männchen zustande kommt, wurde schon im vorigen Abschnitte (II. »Rekapitulation ...«) hervorgehoben. Selbst wenn ein Männchen sich die Schnur auflädt, so gleitet sie doch immer wieder hinab; und selbst wenn es bald nach vollzogener Entbindung des Weibchens mit der glücklich umgewickelten Schnur das Wasser verläßt, wo Gelegenheit gegeben wäre, daß sie nachträglich antrocknet, treibt die Hitze es doch zu bald wieder ins Bad, als daß der Antrocknungsprozeß hinreichend vorschreiten könnte.

All diese Erklärungsversuche beanspruchen in vollem Umfange Gültigkeit nur für die oben geschilderte erste Laichperiode in hoher Temperatur. Schon während der zweiten Laichperiode, welche sich im Terrarium II vom 2.—14. September 1905 abspielte, noch mehr bei der dritten (18.—25. März 1906) und in vollendeter Weise bei den folgenden Laichperioden (29. VIII.—5. IX. 06, 10.—21. III. 07, 27. VIII.—2. IX. 07, 27. II.—4. III. 08, Ende August 08 und 23.—28. II. 09) zeigte es sich, daß die anfänglich auf rein mechanischer Veränderung beruhenden Abweichungen des Laichens nunmehr bereits zur immanenten Instinktabänderung geworden waren, vermöge deren ein Abklauen auf dem Lande überhaupt nicht mehr

vorkam, sondern alle Tiere zum Laichakt zielbewußt das Wasserbecken aufsuchten (nicht mehr, um sich abzukühlen, denn an die hohe Temperatur hatten sie sich inzwischen vollkommen gewöhnt), woselbst der Akt dann ganz gleichmäßig, ohne Aufladungsversuch seitens mancher Männchen, ganz im Sinne der ursprünglichen Anurenfortpflanzung vor sich ging. Der Laichmodus dieser *Alytes*-Pärchen kopierte also etwa denjenigen der naheverwandten Unken (*Bombinator*), noch genauer jenen der weiter verwandten Kröten (*Bufo*), weil *Bombinator* klumpenförmigen, *Bufo* aber schnurförmigen Laich besitzt, welcher letzterer gern um Pflanzen und Steine gewickelt wird, was nämlich die besprochenen *Alytes*-Pärchen jetzt regelmäßig taten.

Gleich hier sei auch bemerkt, daß, wenn man von diesen Geburtshelferkröten mit fest eingepprägter Instinktabänderung in Richtung der Nichtbrutpflege einige Pärchen in niedrigere Normaltemperaturen rückversetzte, die nächste Laichperiode dennoch nicht den Wiedereintritt der Brutpflege mit sich brachte; vielmehr dauerte die erworbene Fortpflanzungsveränderung durch einige Laichperioden auch in niedriger Temperatur an und unterlag erst dann Schwankungen von der Beschaffenheit, daß zuerst schwache Ansätze zum ursprünglichen Verhalten sich zeigten, die noch zu keinem endgültigen Resultat führten, daß dann einzelne Männchen das Herumtragen der Eierschnüre wieder bis zum Entlassen der Brut durchführten; bis endlich alle dies wieder taten, vergingen aber zum mindesten vier Laichperioden, ja wenige der jüngsten Männchen taten es überhaupt, soweit die bisherige Verfolgung der späteren Laichperioden es zu sagen gestattet, nicht mehr. Man wird bei diesem ganzen Prozeß, dem Aufhören der Brutpflege zuerst durch mechanische Einflüsse, welche sodann zur Instinktviation führen, endlich dem Bestehenbleiben der Variation trotz Aufhören des mechanisch beeinflussenden Faktors — bei diesem Gesamtprozeß wird man auf das lebhafteste an jene Gesetzmäßigkeiten denken, an jene Gedächtnisfunktionen des Protoplasmas, welche SEMON (1908) in seiner »*Mneme*« so gründlich und überzeugend dargestellt hat.

Ehe wir uns um das Schicksal der auf geschilderte Weise in Terrarium II zur Ablage gebrachten Eier bekümmern, wollen wir noch die Ergebnisse des Terrariums III (37—40 Grad C.) einbeziehen. In der von mir bei seiner Aufstellung beabsichtigten Weise ist dieser Teil des Temperaturversuches nicht gelungen. Trotz der dem Aussetzen der höchsten Temperatur vorausgegangenen Gewöhnungswoche hielten die Tiere jene hohen Wärmegrade zunächst nicht

aus, sondern schon am Tage nach Versuchsbeginn (also am 26. IV. 05) begann eine Sterblichkeit unter ihnen, von welcher weniger die Männchen als die von Eiern strotzenden Weibchen betroffen wurden. Wollte ich nicht den gesamten Bestand dieser Versuchsreihe verlieren, so mußte ich sie weitere drei Tage später (mithin am 29. IV.) in den 25–30 Grad-Raum zurückbringen, in welchem auch Terrarium II steht, dessen Ergebnisse wir soeben ausführlich kennen lernten. Bis dahin war es zu keinem Abbläichen gekommen, da die Weibchen z. T. eingegangen, z. T. matt und unfähig waren, die zum Ablegen notwendigen Muskelkontraktionen zu leisten; auch den Männchen schien jedweder Paarungstrieb für die damalige Laichperiode vergangen zu sein. Die Verwendung der in Rede stehenden Versuchsserie, welche von 15 Männchen und ebensoviel Weibchen auf 11 Männchen und 9 Weibchen zusammengeschmolzen war, gestaltete sich deshalb wie folgt: bei den Weibchen mußte dafür Sorge getragen werden, daß die in ihren Eileitern befindlichen Laichmassen irgendwie entleert würden, sollten sie nunmehr, nachdem sie der Hitze entgangen waren, nicht noch an Legenot zugrunde gehen; mit Hilfe von Männchen derselben Versuchsreihe war aber keine Entbindung möglich, denn deren Brunft war endgültig vorbei. So ließ ich denn 3 Weibchen durch Männchen der vorigen Versuchsreihe (aus Terrarium II, bei 25 bis 30 Grad) entbinden, welche sich noch paarungslustig zeigten und die ihnen zugedachte Aufgabe vom 2.—5. Mai 1905 lösten; der Laichakt ging im Wasserbecken und ohne jede Andeutung eines Brutpflegebestrebens von statten, und die dadurch gewonnenen drei Eierschnüre unterschieden sich also nur insofern von denen der Versuchsreihe des Terrariums II, daß die Muttertiere 4 Tage lang einer noch höheren Temperatur ausgesetzt gewesen waren, ein Umstand, der, wie später nach Aufzucht der Jungen gezeigt werden konnte, nicht ins Gewicht fiel.

Bei weiteren drei Weibchen leitete ich künstlichen Abortus ein, was bei einiger Übung durch Massage längs der Flanken und der Bauchseite unschwer gelingt (vgl. Schlußabsatz des zweiten Versuchs über Neotenie, S. 489) und trachtete diese drei Eierschnüre mit Hilfe des Samens eines zu dem Zwecke getöteten Männchens der gleichen Versuchsserie zu befruchten. Es mißlang, da die Spermatozoen offenbar nicht mehr befruchtungstauglich waren; unter dem Mikroskop konnte man nur feststellen, daß sie sich nicht bewegten, — das Aufhören der Brunft war ja offenbar nur eine Folge ihres Absterbens. So hatte der künstliche Abortus hier nur den Erfolg, daß die betreffenden Weibchen am Leben blieben.

Mit den noch nicht besprochenen drei Weibchen hatte ich nichts weiter unternommen, sondern sie bei ihren nicht willfähigen Männchen belassen, in der schwachen Hoffnung, letztere möchten sich vielleicht doch noch eines Bessern besinnen, ihre Zeugungslust zurückgewinnen. Allein dem war nicht so: ein Weibchen vermochte sich in bereits geschilderter Art — gewaltsames Auspressen eines Endchens Laichschnur, Ankleben desselben an einen Stein, dann Ziehen am entgegengesetzten Ende — selbst zu befreien, die beiden übrigen verendeten schließlich doch noch an Legenot.

Immerhin hatte ich aber aus dieser Versuchsreihe 10 Männchen und 7 Weibchen am Leben behalten, von welch letzteren drei durch künstlichen Abortus, drei durch Männchen einer andern Versuchsreihe, eines durch Selbstbefreiung entbunden worden waren. Mit ihnen wurde der Versuch ein Jahr später (Frühjahr 1906) wiederholt, diesmal unter günstigeren Auspizien, da bis dahin durch sorgsame, ganz allmähliche Trainierung eine vollständige Gewöhnung an 37 Grad und etwas mehr erreicht worden war. Es gab also jetzt im heißesten Raum keine Toten mehr. Der Erfolg war trotzdem der gleiche negative wie zuvor: die Tiere schritten einfach nicht zur Fortpflanzung; diesmal waren die Weibchen nicht einmal mit Eiern beschwert, es schien gar keine Ovulation stattgefunden zu haben, so daß es selbst mit Heranziehung anderer Männchen oder auf künstlichem Wege unnütz war, hier Nachkommenschaft erzielen zu wollen. In dieser an Hitze angepaßten, aber sterilen Kultur verblieben die Versuchstiere bis Ende des Winters 1908; dann übertrug ich sie in den 25—30 Grad-Raum, denn nach unausgenütztem Ablauf von vier Laichperioden (je eine im Frühjahr und Herbst 1906, Frühjahr und Herbst 1907) durfte ich kaum noch hoffen, die Hitzeanpassung werde bis zur Wiederaufnahme der Fortpflanzungstätigkeit vorschreiten. Aber auch im 25—30 Grad-Raum, wo die Versuchstiere des Terrariums II sich regelmäßig fortpflanzen, machten diejenigen des Terrariums III in den seither verflossenen drei Laichperioden keine Anstalten hierzu: der Aufenthalt in der Hitze scheint ihre Zeugungskraft endgültig gelähmt zu haben. Nicht besser erging es frisch aus den Normalzuchten entnommenen, allmählich und in vollkommener Weise an die Hitze gewöhnten Versuchsexemplaren: sobald sie einige Zeit im heißesten Raum gelebt hatten, war ihr Begattungs- und Legetrieb vernichtet. Als Resultat, welches für Fortzucht einer weiteren Generation verwendbar ist, verbleiben demnach aus dem Hitzeversuch (Terrarium III) nur drei Eierschnüre aus Weibchen, die 4 Tage in 37 bis

40 Grad gelebt hatten, und welche von Männchen des Wärmever-suches (Terrarium II) befruchtet worden sind.

Wenden wir nunmehr unsre Aufmerksamkeit den Eiern selbst, die in den Terrarien II und III abgelegt wurden, und deren Entwicklung zu. Die Zahl der Eier bot in der ersten Laichperiode, während welcher das Aufhören der Brutpflege nur durch physikalische Mittel erzwungen worden war, nichts außergewöhnliches dar: sie schwankte zwischen 20 und 49, hält sich also innerhalb der Grenze zwischen dem in der Literatur bekannt gewordenen Minimum (18) und Maximum (86).

Auch die Beschaffenheit der Eier bot zunächst nichts besonderes. Im Laufe ihrer Weiterentwicklung aber traten dann Erscheinungen an ihnen zutage, welche großes Interesse beanspruchen. Der Leser wird sich erinnern, daß während jener ersten Laichperiode, von der allein jetzt die Rede sein soll, die Eier noch nicht ausnahmslos ins Wasserbassin abgelegt worden waren, sondern zu einem guten Teile noch auf dem Lande. Die Eier wurden nun je zur Hälfte in demjenigen Medium belassen, in welchem sie abgelegt worden waren, die auf der Erde abgesetzten sonach als »Landeier«, die im Bassin abgesetzten als »Wassereier« weiterbehandelt; zur andern Hälfte wurden erstere ins Wasser, letztere auf trockenen Boden übertragen.

a) Auf dem Lande abgelegte Eier, auf dem Lande weiter-behandelt.

In meiner 1906 erschienenen Arbeit (*Alytes-Hyla*) hatte ich gefunden, daß Feuchtigkeit und Licht, jeder Faktor für sich gleichwie mit dem andern kombiniert, beschleunigend, Trockenheit und Finsternis ebenso verzögernd auf die Entwicklung der *Alytes*-Embryonen einwirken; daß aber die frisch ausgekrochenen Larven sich auf ein und derselben Entwicklungsstufe befinden, gleichgültig, unter welchen von jenen äußeren Faktoren die Eier gehalten worden waren. Dies bestätigte sich auch jetzt an allen den Eiern, welche ich entweder gleich nach Ablage in gemäßigte Temperatur (17 Grad C.) übertrug oder zwar in der hohen Temperatur des Versuches, aber auch auf dem feuchten Boden des Ablageortes liegen ließ. Hier war nur das Entwicklungstempo ein rascheres, die bis zum Auskriechen erreichte Stufe dennoch die gleiche. Anders, wenn sich zum Verbleiben in der Wärme verhältnismäßige Trockenheit gesellte.

Ich hatte damals (1906) den Temperaturfaktor, welcher in

meinen heute zu berichtenden, diesbezüglichen Versuchen die Hauptrolle spielt, gar nicht in Betracht gezogen, wenigstens nicht im unmittelbaren Zusammenhange mit dem Gegenstande meiner damaligen Arbeit: die Kulturen waren seiner Zeit alle der gleichen, gemäßigten Temperatur von etwa 18 Grad C. ausgesetzt gewesen. Wohl aber hatte ich bereits von Vorversuchen gesprochen, welche in der Kombination des entwicklungsfördernden Faktors »Wärme« mit den entwicklungsverzögernden Faktoren »Trockenheit und Dunkelheit« günstig lauteten für die Möglichkeit eines Zurückhaltens der Embryonen im Ei bis zu vorgeschrittenen Entwicklungsstufen, womit eine Annäherung an die direkte, metamorphosenlose Entwicklungsweise von *Hylodes martinicensis*, *Hyla goeldii*, *Rana opisthodon*, *Pseudophryne vivipara* vollbracht erschien. Eine ältere Angabe, wonach das Zurückhalten der *Alytes*-Embryonen im Ei ebenfalls schon experimentell gelungen wäre, stammt von JOURDAIN, welche Angabe ich 1906 (*Alytes-Hyla*) gegen Einwände HÉRON-ROYERS (1878) verteidigte, der eine derartige Beeinflussung für unmöglich erklärte; leider aber sagt JOURDAIN weder, durch welche Faktoren, noch bis zu welchem Stadium er die Embryonen am Auskriechen verhindert habe.

Was meine eignen Versuche betrifft, so führte ich diese, welche ursprünglich mit beliebigem *Alytes*-Laich vorgenommen worden waren, erst zu deutlichen Resultaten, seitdem ich bereits die Elterntiere in hohen Temperaturen gehalten hatte und dort ablegen ließ. Die betreffenden Landeier wurden in demselben Raume, also bei 25 bis 30 Grad C. — noch höhere Grade vertrugen sie nicht — weiterkultiviert, und zwar zur Hälfte am Licht, zur andern Hälfte in völliger Dunkelheit. Sie wurden überdies, wofür ohne besonders starke Feuchtigkeitszuführung schon die hohe Temperatur sorgte, so trocken gehalten, als es sich irgend mit den Feuchtigkeitsansprüchen eines Amphibieneies verträgt. Sie lagen in Glasschalen auf sterilem Fließpapier und wurden mit einem feinen Zerstäuber morgens und abends je einmal schwach bebraust. Zum Beweise, daß ihnen so tatsächlich nur das unentbehrlichste Feuchtigkeitsminimum geboten wurde, sei betont, daß trotzdem die meisten Eier verdorrten und nur 61 von 155 Eiern das Resultat lieferten, welches ich sogleich schildern will.

Von diesen 61 lebensfähig gebliebenen Eiern gehörten 48 der Kultur im Lichte an; hier waren eben die Entwicklungsbedingungen immerhin noch günstigere, und die ganze Expositionsdauer konnte eine kürzere sein, da, wie gleich vorausgeschickt sein möge, das Ausschlüpfen der Larven hier auf keinem wesentlich vorgeschrittene-

ren Stadium erfolgte als sonst. Erreicht das Ei sonst bis 5 mm Länge bei $3\frac{1}{2}$ mm Breite (Fig. 2), so war es hier knapp vor dem Auskriechen 6 mm lang und $4\frac{1}{2}$ mm breit geworden (Fig. 8); ist die frisch geschlüpfte Larve normalerweise 16—18 mm lang (Fig. 3 und 3a), so betrug hier ihre Totallänge 20—24 mm; und braucht jene 29 bis 37 Tage bis zum Auskriechen, so dauerte es bei dieser 40—48 Tage. Hinsichtlich der Ausbildung äußerer Organe zeigte sich aber kein anderer als ein Größen-, also kein qualitativer Fortschritt gegenüber der Norm. Der Versuch, *Alytes*-Eier möglichst warm und trocken, aber hell zu kultivieren, kommt daher für unser Endziel verhältnismäßig wenig in Betracht.

Anders die gleichfalls trocken und warm, aber dunkel gehaltenen Eier, von denen ich nur 13 bis zum Auskriechen der Larven am Leben erhalten konnte: die Wärme ließ ihre Embryonalentwicklung rasch vorwärts eilen, die Dunkelheit und Trockenheit hemmte nicht so sehr den Entwicklungsablauf als solchen, wohl aber den rechtzeitigen Eintritt des Auskriechinstinktes der Larven. Um kein Mißverständnis aufkommen zu lassen, sei ausdrücklich hervorgehoben: wie Kontrollversuche fortwährend beweisen, hemmen Dunkelheit und Trockenheit selbstverständlich auch den Entwicklungsablauf als solchen, andernfalls nämlich, wenn dem Temperaturfaktor freies Spiel gelassen worden wäre, müßte das in gleicher Zeit erreichte Stadium ein noch weit vorgeschrittenes gewesen sein. Die hauptsächlichste Hemmung betrifft aber doch nur den Moment des Verlassens der Eihülle: das betreffende phasogene Engramm wurde, um mit SEMON (1908) zu sprechen, sehr verspätet ekphoriert.

In der 8. Woche nach dem Ablegen (Datum der Ablage: 30. IV. 05 abends) war die Eihülle durch den innerhalb derselben wachsenden Embryo bereits derart ausgedehnt, daß man letzteren bequem durch jene hindurch wahrnehmen konnte, was sonst infolge der braungelben Färbung der eingeschrumpften Gallerte schwer möglich ist; HÉRON-ROYER (1883 *Embryonnaires*) verschaffte sich diesen Einblick nur dadurch, daß er die Gallerthülle entfernte. Nun aber war letztere nicht bloß durchscheinend, sondern geradezu durchsichtig, und erreicht das Ei, wie oben bemerkt, gewöhnlich nur 5 mm Länge bei $3\frac{1}{2}$ mm Breite (Fig. 2), so betrug seine Maximalausdehnung hier mehr als doppelt so viel, nämlich 11 mm Länge bei 9 mm Breite (Fig. 9 und 9a). Schon bevor endlich, am 66.—70. Tage, also am 5.—9. Juli 1905 das Auskriechen erfolgte, wußte ich daher, daß sehr große Larven mit fertig differenzierten Hinterbeinen ausfallen

würden, ungefähr das nämliche Stadium, bis zu welchem ich die Larven in meiner vorigen Arbeit (1906 *Alytes-Hyla*, S. 87ff., Fig. 5 der Tafel V) auf feuchtem Boden außerhalb des Wassers fortzubringen vermochte. Nur war bei den damaligen »Landlarven« (Fig. 15) die Gesamtkörpergröße eine bedeutendere, die Entwicklung der Hinterbeine hingegen eine weniger vorgeschrittene (51 mm Total-, 8 mm Hinterbeinlänge), als bei den jetzigen »Embryonen in Landeiern« (Fig. 10), welche von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze 31 mm maßen, aber Hinterbeine besaßen, welche vom Ansatz des Oberschenkels bis zur Spitze der längsten Zehe $10\frac{1}{2}$ mm maßen. Die Entwicklungsdauer bis zur Erreichung dieses Stadiums ist in beiden Versuchen durchschnittlich die gleiche.

Aus PETERS' Angaben ist zu entnehmen, daß ausschlüpfreife *Hylodes*-Eier einen Durchmesser von 7,5 mm aufweisen. Die von mir künstlich am Ausschlüpfen verhinderten *Alytes*-Eier sind daher noch bedeutend größer als die wegen ihrer Größe so bekannt gewordenen Eier des Antillenfrosches. Zum Teil mag dies daher rühren, daß die spezifische Größe arterwachsener *Alytes*-Weibchen mit 50 mm eine etwas ansehnlichere ist als die von *Hylodes* mit 40 mm; zum Teil wahrscheinlich auch daher, daß wir in meinen Versuchsergebnissen am *Alytes*-Ei noch keine konstitutive, abgeschlossene Anpassung vor uns haben, in deren Vollendungsverlauf sekundär — siehe den folgenden Abschnitt IV: »Vererbung« — wiederum eine Verkleinerung der Eier und Verminderung seines jetzt übermäßig forcierten Wachstums Platz greifen kann.

KATHARINER (S. 297, 298) hatte die Embryonen des Grasfrosches (*Rana temporaria*), welche normalerweise das Ei verlassen, ehe sie Kiemen haben, durch Haltung in bewegtem, vermitteltst eines Luftstromes herumgewirbelten Wasser so lange in der Eihaut zurückgehalten, bis sie nicht nur äußere Kiemen, sondern auch bereits vollkommen getrennte Saugnäpfe, in den Darm geöffneten Mund und langen Ruderschwanz entwickelt hatten. Diesem Versuch zufolge unternahm ich es, auch meine *Alytes*-Eier in ständige Bewegung zu versetzen, in der Hoffnung, mein zuvor erwähntes Resultat noch steigern zu können. Die hierzu ausersehenen Landeier setzte ich teils einem starken, aus der Centralluftleitung unserer Anstalt gewonnenen Luftstrom aus, wodurch die Eier, nachdem sie eine stabile Lagerung angenommen hatten, nicht selbst in Bewegung gerieten, aber doch ringsum von bewegtem Medium umgeben waren; teils ließ ich sie in einer auf einem Uhrwerks-

klinostaten eingespannten Glasdose umherrollen; teils endlich zentrifugierte ich sie schwach und tagsüber in einstündigen Intervallen je fünf Minuten lang. Nur in beiden letzteren Fällen, nämlich wo die Eier selbst sich in Bewegung befanden, wurde ein mit KATHARINERS übereinstimmendes Ergebnis beobachtet, welches aber in bezug auf Deutlichkeit weder mit dem durch Wärme, Trockenheit und Dunkelheit erzielten Ergebnis zu wetteifern, noch in Kombination mit allen diesen oder einem Teil dieser drei Faktoren das Gesamtergebnis zu verbessern vermochte: Ei und Embryo sind offenbar mit Erreichung des erwähnten, kräftige Hinterbeine tragenden Stadiums auf dem Höhepunkte ihrer derzeitigen Leistungsfähigkeit angelangt; erfolgt das Ausschlüpfen, wenn das Stadium erreicht ist, noch immer nicht, so tritt, wie ich natürlich auch öfter erfahren mußte, der Tod ein. Außerhalb der Kombination mit den andern Faktoren, bei isolierter Anwendung des Bewegungsfaktors, also feuchter und heller Haltung der stündlich zentrifugierten und der im Klinostaten rotierenden Eier in einem Raume von gewöhnlicher Zimmertemperatur (17 Grad C.) war das Resultat etwa gleich dem, welches bei heller Haltung trocken und warm untergebrachter Eier beobachtet worden war: die Embryonen blieben im Ei, bis sie recht groß geworden waren (20—25 mm Totallänge), aber sie schlüpften aus, ehe eine Spur der Hinterbeine zum Vorschein kam.

Es gilt jetzt, die Weiterentwicklung der Larven zu verfolgen, welche den vom väterlichen Tiere nicht behüteten Landeiern in so vorgerücktem Stadium entkamen. Folgende Tabelle (S. 472, 473) mag über ihren gesamten Entwicklungsgang, einschließlich der bereits mitgeteilten Ablege- und Ausschlüpfdaten, die aber hier übersichtlicher erscheinen, Aufschluß geben.

Zu dieser Tabelle sind folgende Anmerkungen zu machen:

1) Frisch abgelegte Eier sind im Gegensatze zu solchen in vorgerückteren Stadien kugelförmig, falls sie sich nicht an einem unnachgiebigen Substrate abplatten; für sie genügt es daher, den Durchmesser anzugeben.

2) Daß das Ausschlüpfen der Eier unmittelbar bevorsteht, kann aus den Bewegungen der Larven, ihren Bemühungen nämlich, die Hülle zu zerreißen und durchzunagen, erkannt werden.

3) Die kleinsten Tiere sind immer Männchen, die größten immer Weibchen. Gilt dies von den Jugendstadien nur bis zu einem beschränkten Grade der Zuverlässigkeit, so trifft die Regel dafür bei den arterwachsenen Tieren ausnahmslos zu.

4) Wo in der Tabelle, besonders in den letzten Rubriken, nur eine Zahl steht oder das angegebene Minimum und Maximum nahe aneinandergrenzen, ist dies nicht bedingungslos ein Zeichen, daß die Variationsbreite geringer wurde als in den Anfangsstadien; sondern sie erscheint meist nur geringer, weil die Anzahl der am Leben gebliebenen Versuchstiere gegen Ende des Versuches eine geringere ist. Um die Tabelle nicht allzusehr zu belasten und unübersichtlich zu machen, sah ich davon ab, die bei jeder Versuchsreihe verwendete Anzahl von Exemplaren und deren Abnahme bei jedem Entwicklungsschritt mit zu registrieren.

5) Die Entwicklung der Larven, welche durch eines der hierfür zur Verfügung stehenden Mittel abnorm lange im Ei zurückgehalten wurden, erscheint nicht unbeträchtlich abgekürzt, und zwar sowohl ganz besonders in derjenigen Phase, welche hier noch innerhalb der Eihülle verläuft und sonst bereits der postembryonalen Entwicklung angehört, als auch noch in der freilebenden Phase bis zum beschleunigten Eintritte der Metamorphose. Die Beschleunigung ist keine so große wie bei den bis zu vorgerücktem Stadium auf feuchter Erde außer Wasser gezogenen »Landlarven«, zu denen die in »Landeiern« künstlich bis zu vorgerücktem Stadium zurückgehaltenen Larven überhaupt, wie bereits erwähnt, mancherlei Berührungspunkte zeigen, — aber jene Beschleunigung ist immerhin den viel langwierigeren Normalkulturen gegenüber sehr hervortretend. Ich muß hier abermals an meine Arbeit von 1906 (*Alytes-Hyla*) erinnern, in welcher mir der Nachweis der unmittelbaren Ursache geglückt war, weshalb *Alytes*-Larven normalerweise beinahe fünfmal länger bis zur Metamorphose brauchen als andre Froschlurche: es geschieht dies, weil sie bis auf vorgeschrittenem Stadium (bis zur Ausbildung innerer Kiemen) in einem auf dem Lande sich entwickelnden Ei verbleiben. Denn wenn man *Alytes*-Eier ins Wasser wirft, so schlüpfen die Larven auf zeitigerem Stadium (solange sie noch äußere Kiemen haben) und brauchen bis zur Verwandlung nicht länger als andre Anuren; und wenn man einen von diesen, und zwar den Laubfrosch (*Hyla arborea*), der solches verträgt, aus Landeiern sich entwickeln läßt, schlüpfen auch seine Larven auf spätem Stadium und brauchen zu ihrer Larvalentwicklung so lange, wie sonst nur Quappen der Geburtshelferkröte. Zieht man hingegen die aus normalen Landeiern der letzteren entkommenen Larven statt im Wasser auf nur feuchtem Boden weiter, so tritt außerordentliche Beschleunigung ihrer Postembryonalentwicklung ein, und Gleiches gilt in etwas schwächerem Maße von den

Kultur-Nr.	Behandlung der Landeier	Ablage		Nahezu ausschlüpfreif		Ausschlüpfen	
		Datum	Durch- messer in mm	Datum	Länge und Breite in mm	Datum	Stadium
1	normal (17°, feucht, halbdunkel)	28.—29. IV. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	4. VI. 05	5 $\times$ 3 $\frac{1}{2}$	5. VI. 05	schon innere Kiemen; 16—17 mm To- tallänge
2	wie Nr. 1, aber konstant mit Luftstrom	29.—30. IV. 05	3 $\frac{1}{2}$	5. VI. 05	4 $\frac{3}{4}$ $\times$ 3 $\frac{1}{2}$	6. VI. 05	innere Kiemen; 16—18 mm
3	Nr. 1 kombiniert mit ständiger Rotation im Klinostaten	29.—30. IV. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	10.—11. VI. 05	6 $\times$ 5	11.—13. VI. 05	innere Kiemen; 20—25 mm
4	Nr. 1 kombiniert mit stündlich 5 Minuten langem Centrifugieren	30. IV. 05	3 $\frac{3}{4}$	11. VI. 05	6 $\frac{1}{4}$ $\times$ 5	12.—14. VI. 05	innere Kiemen; 22—25 mm
5	25—30°, trocken, hell	30. IV. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	14.—16. VI. 05	6 $\times$ 4 $\frac{1}{2}$	16.—17. VI. 05	innere Kiemen; 20—24 mm
6	25—30°, trocken, dunkel	30. IV. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	3.—4. VII. 05	11 $\times$ 9	5.—9. VII. 05	schon Hinter- beine; 31 mm Total- länge
7	Nr. 5 mit Luftstrom wie in Nr. 2	1. V. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	15.—16. VI. 05	6 $\times$ 4 $\frac{1}{4}$	17.—19. VI. 05	innere Kiemen; 21—25 mm
8	Nr. 5 mit Rotation oder Centrifugieren wie Nr. 3 oder 4	2. V. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	13.—15. VI. 05	6 $\frac{1}{2}$ $\times$ 5	14.—15. VI. 05	innere Kiemen; 23—25 mm
9	Nr. 6 mit Luft- strom	2.—3. 05 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	4.—6. VII. 05	11 $\times$ 9 $\frac{1}{4}$	6.—9. VII. 05	schon mit Hinterbeinen; 30—31 mm
10	Nr. 6 mit Rotation oder Centrifugieren	3.—4. V. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	5.—7. VII. 05	11 $\times$ 9 $\frac{1}{2}$	alle Larven vor dem Aus- schlüpfen abgestorben	

Larven haben Hinterbeine		Erhalten Vorder- beine		Beginnen Schwanz- resorption		Vollenden Metamor- phose		Letzte Messung (Tiere arterwach- sen)	
Datum	Totallänge in mm	Datum	Total- länge in mm	Datum	Total- länge in mm	Datum	Total- länge in mm	Datum	Total- länge in mm
16. IX.— 10. X. 05	49—52	20.—24. VII. 06	54—56	27.—30. VII. 06	50—53	31. VII.— 5. VIII. 06	23—25	1. IV. 09	45—48
18. IX.— 10. X. 05	49—51	21.—23. VII. 06	53—56	28.—30. VII. 06	50—54	1.—7. VIII. 06	24—25	1. IV. 09	44— 49½
16. IX.— 7. X. 05	48—50½	19.—22. VII. 06	51— 52½	26.—27. VII. 06	48—49	29. VII.— 1. VIII. 06	22—24	1. V. 08	42—43
16. IX.— 5. X. 05	48—49½	18.—21. VII. 06	51—53	26. VII. 06	47½— 48½	28.—30. VII. 06.	22	1. IX. 08	40—42
15. IX.— 5. X. 05	48—50	18.—20. VII. 06	50—51	24.—25. VII. 06	47—48	27. VII. 06	21— 21½	1. IV. 09	39—40
(soweit durch Hülleerkenn- bar:) 1. VII. 05	durch Hülle nicht meßbar	10. XI.— 20. XII. 05	43—45	21.—28. XII. 05	40—42	29. XII. 05 —2. I. 06	17—18	1. IV. 09	28—32
17. IX.— 4. X. 05	48—50	18.—19. VII. 06	50—51	24. VII. 06	47½ —48	27.—28. VII. 06	21	1. VII. 08	40
18. IX.— 8. X. 05	48—50	20.—22. VII. 06	51—53	28.—29. VII. 06	47—49	30. VII.— 3. VIII. 06	22—23	1. IV. 09	41—42
(soweit durch Hülleerkenn- bar:) 30. VI. 05	durch Hülle nicht meßbar	8. XI.— 13. XII. 05	42— 44½	alle Larven vor der Metamorphose eingegangen			—	—	—
(soweit durch Hülleerkenn- bar:) 30. VI. 05	durch Hülle nicht meßbar	—	—	—	—	—	—	—	—

Larven, die in Landeiern abnorm lange zurückgehalten worden waren. Stellen wir diese verschiedenen Grade des Aufenthaltes im Wasser und auf dem Lande in eine Reihe, so ergibt sich, daß die Entwicklungsdauer bis zur Metamorphose auf einem bestimmten Punkte dieser Reihe ihr Maximum erreicht, und daß sie nach beiden Seiten hin, sowohl nach der Seite längeren Wasser-, als auch nach der Seite längeren Trockenaufenthaltes hin abfällt. Das Maximum¹⁾ erreicht sie, wenn aus Landeiern Larven mit inneren Kiemen entweichen (Normalzustand der Gattung *Alytes*); Minima einerseits, wenn aus Wassereiern zu frühe Larven, anderseits, wenn aus Landeiern zu späte Larven ent schlüpfen: komplizierte Verhältnisse, wie sie in analoger Weise auch für Beeinflussung der Tierfarbe, z. B. bei künstlichem Melanismus (KAMMERER 1906 *Melanismus*) zutreffen, also im Sinne einer Kurve, deren höchster Punkt nicht mit der höchsten Intensität einwirkender Faktoren zusammenfällt, sondern wo höchste und schwächste Intensität eines äußeren Einflusses den gleich niedrigen Ordinatenwert der Wirkungen besitzen.

6) Was aber von den in der Tabelle gebotenen Daten am bemerkenswertesten erscheint, daß ist die ungewöhnliche Kleinheit der Vollkröten (Fig. 10), welche als Larven durch eines der hierfür zur Verfügung stehenden Mittel abnorm lange im Ei zurückgehalten worden waren. Macht sich dieser Zwergwuchs schon in den Jugendstadien bemerkbar, so ist er doch bei den arterwachsenen Kröten am ausgeprägtesten, desto ausgeprägter, je energischer und mit je mehr kombinierten Faktoren die Zurückhaltung im Ei bewirkt wurde. Die Größe der erwachsenen Kröten steht in inverser Proportionalität zur Länge der Zeit, welche sie als Embryonen im Ei verbrachten, noch anders ausgedrückt, im verkehrten Verhältnis zur Entwicklungshöhe des Stadiums, welches sie noch in der Eihülle erreicht hatten. Die zur rechten Zeit aus Landeiern gekrochenen Larven, welche aber außerhalb des Wassers weitergezogen werden, ergeben ebenfalls zwerghafte Vollkröten. Diese Tatsachen werden im Laufe unsrer Darstellung und in späteren Abhandlungen dadurch noch an Bedeutung gewinnen, daß sie sich zu einem allgemeinen Gesetze gestalten, welches folgendermaßen lautet: Je länger ein Tier

¹⁾ Abgesehen von Embryonen, die aus den Eiern herausoperiert werden und stets partiell neotenische Larven ergeben; wegen des dabei mitspielenden mechanischen Faktors, der die eingeschlagene Entwicklungsrichtung abermals ändert und in jetzt noch nicht abschätzbarer Weise komplizierter macht, läßt sich dieser Fall der oben angegebenen Reihe nicht angliedern.

während seiner Entwicklung von flüssigem Medium umgeben ist, eine desto bedeutendere Körpergröße erreicht es; umgekehrt verzweigt es, wenn ein abnorm langes Stück seiner Entwicklung in trockenem Medium verläuft. Die ausgiebigere Möglichkeit der Wasseraufnahme seitens der Zellen, welche deren Teilungstempo und somit das Gewebewachstum begünstigt, scheint für jene Erfahrung ursächlich zu sein. Sie läßt sich auch bereits aus der Literatur in ziemlich reichem Maße belegen, was wir bei späterer Gelegenheit nachholen wollen.

Mit Rücksicht auf meinen 1906 (*Alytes-Hyla*) publizierten Versuch »Aufzucht der *Alytes*-Larven außerhalb des Wassers, auf feuchtem Boden« (S. 85ff.) erschien es wünschenswert, diesen Versuch an jenen Larven zu wiederholen, welche bis zum Stadium mit ausdifferenzierten Hinterbeinen im Ei verblieben waren, um dadurch die Unabhängigkeit vom Wasser womöglich noch weiter zu treiben. Seiner Zeit hatte ich solche Larven nur aus gewöhnlichen Landeiern, aus denen sie mit inneren Kiemen, aber fußlos auskriechen, zur Verfügung gehabt, und hatte sie bis zum Entstehen kleiner Hinterbeine und bis zur Maximaldauer von 29 Tagen in einer feuchten Erdmulde erhalten können (Fig. 15); weitere vier Wochen nachher wurde von solchen Larven unter Erscheinungen monströsen Vorwärtsdrängens in der Entwicklung die Metamorphose bereits vollendet. Nun aber hatte ich ungefähr dasselbe Stadium, welches damals die äußerste Grenze der Entwicklung außer Wasser darstellte, als frisch aus dem Ei geschlüpften Keimling zur Verfügung. Hinsichtlich der technischen Einrichtung dieses sehr schwer gelingenden Versuches muß ich auf das Original der wiederholt zitierten früheren Arbeit verweisen; hier beschränke ich mich darauf, die Haltbarkeit solcher Larven, bei Fütterung mit Oblaten und schaumigem Eiweiß, in einer mit muldenförmig gekneteter Lehmerde gefüllten Schüssel, während weiterer 16 Tage (als Maximum) zu erwähnen und zu konstatieren, daß die schon im Kapitel II (»Rekapitulation . . .«) der gegenwärtigen Arbeit nochmals aufgezählten Phänomene der Fröhreife sich bei den neuen Landlarven (Fig. 16) in verstärktem Maße zeigten, dies jedoch mit Ausnahme des Auftretens der Vorderbeine, welche hier der Regel gemäß vor dem Abwerfen der Hornkiefer und Erscheinen des breitgespaltenen Froschmaules, nicht erst nachher, zum Durchbruche kamen. Leider scheiterte jedweder Versuch, die Landlarven außerhalb des Wassers auch zur Metamorphose zu bringen; immerhin ließ diese, als übriggebliebene Versuchstiere nach Ablauf jener 16 Tage ins Wasser

gebracht wurden, nur noch 12—18 Tage auf sich warten, so daß die Abhängigkeit des uns beschäftigenden Froschlurches vom Wasseraufenthalt wirklich schon auf ein Minimum herabgedrückt erscheint. Mit ihren 16—17 mm sind die frisch verwandelten (Fig. 17), mit ihren 28—30 mm die geschlechtsreifen Kröten dieses Versuches in noch höherem Grade Zwerge zu nennen, als diejenigen bisheriger Landversuche.

b) Auf dem Lande abgelegte Eier, im Wasser weiterbehandelt.

Falls die Eier sofort nach ihrer Ablage auf dem Lande ins Wasserbecken übertragen werden, ist in ihren Entwicklungserscheinungen überhaupt kaum ein Unterschied wahrzunehmen denjenigen gegenüber, welche im Wasserbecken abgelegt und dort belassen wurden. Und falls die Eier, ehe sie ins Wasser übertragen werden, schon kürzere oder längere Zeit der Luft ausgesetzt gelegen haben, so ist ihre Entwicklung eine mehr oder minder komplizierte Resultante zwischen reinen Landeiern und reinen Wassereiern. In deren Analyse wollen wir nicht des näheren eingehen, einmal, weil die in dieser Richtung hin (Superposition von Land- und Wasseraufenthalt der Eier) unternommenen Versuchsvariationen an Zahl und Häufigkeit der Durchführung jeder einzelnen Variation zu gering sind, um ihre Ergebnisse klar genug erscheinen und für allgemeine Deutung verwenden zu lassen; dann auch, weil diese Ergebnisse doch nur Übergänge darstellen zu denen reiner Land- und Wassereier, diesen beiden gegenüber nur Unterschiede des Grades, nicht des Wesens zeigen und folglich zur Abrundung des Bildes in der Darstellung füglich entbehrt werden dürfen. Das nämliche gilt von

c) den im Wasser abgelegten, auf dem Lande weiterbehandelten Eiern.

Auch ist hier zu bemerken, daß es viel schwerer fällt, Embryonen, die in dem einen Medium bereits eine gewisse Strecke ihrer Entwicklung zurückgelegt haben, in dem andern Medium dann noch lebensfähig zu erhalten, — als wenn sie sich in dem letzteren schon vom Beginn ihrer Entwicklung befanden. Dies gilt nicht so sehr vom späten Übertragen der Eier aus dem ihnen fremden in das für sie spezifische Medium, also vom Übertragen der Wassereier ans Land, als ganz besonders von demjenigen aus dem heimischen ins fremde Medium. Deshalb arbeitet man in diesen beiden Versuchs-

gruppen (b und c) mit großen Verlusten, die dazu beitragen, die Ergebnisse unvollständig zu machen. Es verbleiben uns daher zu genauerer Besprechung nur

d) die im Wasser abgelegten, im Wasser weiterbehandelten Eier.

Es wurde bereits gesagt, daß die brünftigen Geburtshelferkröten schon in den späten Tagen ihrer ersten, in hoher Temperatur verbrachten, Brutpflegelosen Laichperiode mehr und mehr das Wasserbecken aufsuchten, um sich der Eierschnüre zu entledigen, und daß dies in den darauf folgenden Laichperioden ausschließlich geschah, wodurch die Fortpflanzungsgewohnheiten der übrigen europäischen Froschlurche hergestellt erschienen. Mit diesem abweichenden Verhalten der Elterntiere geht ein solches in der Beschaffenheit der Eier selbst und ihrer Entwicklung Hand in Hand. Während das normale *Alytes*-(Land-)Ei sich durch ansehnliche Größe auszeichnet, welche wieder durch besonderen Dotterreichtum bedingt ist (Fig. 1a), und während die zum ersten Male ins Wasser abgelegten Eier diesbezüglich natürlich noch keinen Unterschied aufweisen, nimmt die Größe der freiwillig infolge Instinktabänderung ins Wasserbecken abgesetzten Eier während späterer Laichperioden entschieden ab, und die verminderte Dottermenge ist es, die das bewirkt. Um die Größenabnahme zu erkennen, darf man selbstredend nur das eigentliche Laichkorn messen; denn da die Gallerthülle bei den Wassereiern ganz so mächtig aufquillt (Fig. 18a), wie bei Eiern andrer, im Wasser laichender Anuren, bei Landeiern aber eingeht und sich dicht der Eioberfläche anschmiegt, erscheinen die Wassereier samt Gallerte größer als Landeier, obschon sie ohne Gallerte ein wesentlich geringeres Volumen besitzen.

Während Größe und Dotterreichtum der Eier abnehmen, nimmt ihre Zahl und Resistenzfähigkeit in dem ihnen neuen Medium (dem Wasser) zu. Legt sonst das Weibchen von *Alytes* 18—86 Eier, so bewegt sich die in späteren, Brutpflegelosen Laichperioden gelegte Eiermenge stets in den obersten Grenzen dieser Variationsbreite und darüber; beispielsweise wurde eine Schnur mit 90, eine mit 99, die längste mit 115 Eiern abgesetzt. Die allgemeine Regel: je höher die Differenzierung des Zeugungsvorganges und je reicher an Dotter jedes einzelne Ei, desto geringer die bei jeder Ovulation aus dem Ovar sich loslösenden und in den Oviduct eintretenden Eier, findet sich also hier auch in seiner Umkehrung bestätigt. Es ist ferner

zu wiederholen, daß die *Alytes*-Eier, so häufig sie sich im Wasser zuerst zeigen, so daß in manchen Schnüren gar keine, in andern etwa 3—5% der Eier zur Entwicklung gelangen, im Laufe weiterer Wasser-Laichperioden dort ganz gut fortkommen; schließlich gehen kaum mehr befruchtete Eier in jeder einzelnen Schnur zugrunde, als in Laichklumpen oder -Schnüren einer beliebigen andern Froschlurchart unter natürlichen Bedingungen.

Es ist uns nichts Neues mehr, daß die Embryonen aus Wassereiern (Fig. 19) eher den Weg ins Freie finden, als aus Landeiern, weil nämlich die Hüllen im Wasser einem Macerationsprozeß unterliegen, der es den Larven ermöglicht, ohne Anwendung der Nagetätigkeit ihrer Hornkiefer, welche um diese Zeit noch gar nicht entwickelt sind, sondern nur durch starkes Krümmen des Körpers und Zurückschnellen in gestrecktere Lage, das Hindernis zu zerreißen. Auch dürfte der von Anfang an viel kleinere, daher rascher absorbierte Dottersack den Larven früher die Herrschaft über ihre Bewegungen und durch den sich einstellenden Hunger den Antrieb zu den Bewegungen verleihen. Auf diesem Stadium (Fig. 20 und 20a) tragen sie noch ihr einziges, langes äußeres Kiemenbäumchen (Fig. 20b), welches sich, trotzdem es nur kurz in Verwendung steht und schon nach ein paar Tagen den inneren Kiemen Platz macht, eine Adaption von der Embryonal- zur Wasseratmung durchmacht, und zwar in Form einer Verkürzung durch teilweise Resorption und einer Ausschaltung von Capillaren (Verringerung der respirierenden Oberfläche), einer Verdickung des Epithels und Vermehrung des Pigments (Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Insulten).

Bei denjenigen, vorzeitig aus Wassereiern entkommenen Larven, welche der ersten Laichperiode ohne Brutpflege ihre Entstehung verdanken (Fig. 20), ging die Verkürzung der Kiemen außer durch Resorption auch noch durch Abbröckeln der Spitzen von Kiemenkörper und Kiemenfäden vor sich; bei denen aus späteren Laichperioden (Fig. 21) nur mehr durch reine Resorption: also auch hier, bis in die feinsten ermittelbaren Details, Vervollkommnung der aquatilen Anpassung, schrittweise mit der fortschreitenden Befestigung der Instinktvariation!

Versuche, auch in den Wassereiern die Embryonen bis zu späten Stadien zurückzuhalten, seien der Vollständigkeit halber angeführt, obschon sie, an und für sich nicht uninteressant, doch für die Hauptfragestellung vorliegender Arbeit kaum in Betracht

kommen. Sie lieferten insofern ein positives Resultat, als es mit Hilfe der Methode von KATHARINER gelang, die Larven bis zu jenem Stadium in den Wassereiern zu fesseln, bis zu welchem sie sonst nur in Landeiern verbleiben: indem man sie nämlich durch einen ins Wasser getriebenen Luftstrom beständig hin- und herschweben ließ und so dem richtenden Einflusse der Schwerkraft entzog. Man könnte daran denken, daß hier die unvermeidliche Berührung mit den durch das Wasser geschickten großen Luftblasen eine Annäherung an die Verhältnisse der Land-(Luft-)Eier bewirkt habe; jedoch auch durch Umherrollen in einer (hier natürlich ganz mit Wasser gefüllten) Glasdose im Uhrwerksklinostaten, sowie durch stündlich wiederholtes, jedesmal 5 Minuten langes schwaches Centrifugieren wurde jenes Resultat etwas minder vollkommen erreicht; in welchen Graden, darüber gibt folgende Tabelle (S. 480, 481) Aufschluß.

Durch Hell und Dunkel war hier, wo der Faktor »Feuchtigkeit« nicht variierbar ist, ebenfalls nur ein Geringes auszurichten. Denn während Dunkelheit im wesentlichen nur ein verzögerndes Moment für den Akt des Ausschlüpfens bildet und nur nebenbei auch den Entwicklungsablauf als solchen verzögert, erfährt dieser durch die hohe Temperatur eine mächtige Beschleunigung. Aber die Larve schlüpft eben doch auf keinem späteren Stadium aus, als auf demjenigen mit inneren Kiemen, welches Embryonen in Landeiern stets, in ruhig liegenden Wassereiern sonst nie erreichen. Auch durch Kombination von Wasserbewegung (Luftstrom, Klinostatenrotation und Centrifugierung) wurde nicht mehr erreicht, ein Beweis für den unwiderstehlich lösenden Einfluß des Wassers. Erreicht wurde jedoch mit Hilfe dieser Kombination noch eine Abweichung im Mechanismus des Freiwerdens der Larven: Wasserbewegung und Dunkelheit verspäten die Auslösung des Ausschlüpfinstinktes, so daß die Larven, statt wie sonst ihr Rumpfbeugen und -Strecken behufs Sprengung der weich gewordenen Hülle auszuüben, ganz ruhig bleiben. Aber indem die Hüllen im Wasser binnen kurzem ganz zerfallen, muß die Larve frei werden, auch wenn sie nichts dazu tut; und dieses gänzlich passive Freiwerden, wie es sonst am ausgeprägtesten bei *Bufo* und *Pelobates* stattfindet, bildet eben die erzielte Abweichung und zugleich das unübersteigliche Hindernis, noch spätere Stadien von den Hüllen umgeben zu erhalten. Das eigentlich wirksame Mittel, durch welches die Zurückhaltung im Ei bei den Landeiern gelungen war, die Trockenheit in ihrer Kombination

mit der Wärme, läßt sich hier, bei den Wassereiern, selbstverständlich nicht anwenden, und wendet man die Wärme allein an, so hat dies nur zur Folge, daß die Embryonen sich rascher entwickeln, und zwar weder auf einer früheren, noch auf einer späteren Stufe, als

Kultur-Nr.	Behandlung der Wassereier	Ablage		Nahezu schlüpfreif		Ausschlüpfen	
		Datum	Durch- messer in mm	Datum	Länge und Breite in mm	Datum	Stadium
1	17° C., halbdunkel	1. V. 05	3 $\frac{1}{2}$ —4	13. V. 05	4 $\frac{1}{2}$ $\times$ 3 $\frac{1}{2}$	14. V. 05	äußere Kiemen; 12—14 mm Totallänge
2	wie Nr. 1, aber durch Luftstrom umhergewirbelt	2. IX. 05	3 $\frac{1}{4}$ —3 $\frac{1}{2}$	28. IX. 05	4 $\frac{3}{4}$ $\times$ 4	1. IX. 05	innere Kiemen; 16—18 mm
3	Nr. 1 mit ständiger Rotation im Klinto- staten	10. IX. 05	3 $\frac{1}{4}$ —3 $\frac{1}{2}$	1. X. 05	4 $\frac{1}{2}$ $\times$ 3 $\frac{3}{4}$	2. X. 05	innere Kiemen; 16—17 mm
4	Nr. 1 mit stündlich 5 Minuten langem Centrifugieren	20. III. 06	2 $\frac{3}{4}$ —3	10. IV. 06	4 $\times$ 3 $\frac{1}{2}$	11. IV. 06	innere Kiemen; 16—16 $\frac{1}{2}$ mm
5	25—30° C., hell	25. III. 06	2 $\frac{1}{2}$ —3	2. IV. 06	3 $\frac{1}{2}$ $\times$ 3	2. IV. 06	äußere Kiemen; 12—12 $\frac{1}{2}$ mm
6	25—30° C., dunkel	25. III. 06	2 $\frac{1}{2}$ —3	13. IV. 06	3 $\frac{3}{4}$ $\times$ 3 $\frac{1}{4}$	14. IV. 06	innere Kiemen; 16—17 $\frac{1}{2}$ mm
7	Nr. 5 mit Luft- strom wie in Nr. 2	30. VIII. 06	2 $\frac{1}{4}$ —2 $\frac{3}{4}$	20. IV. 06	4 $\times$ 3	20. IV. 06	innere Kiemen; 17—18 $\frac{1}{2}$ mm
8	Nr. 5 mit Rotation oder Centrifugieren wie Nr. 3 oder 4	1. IX. 06	2 $\frac{1}{4}$ —2 $\frac{3}{4}$	17.—18. IX. 06	3 $\frac{1}{2}$ $\times$ 3	18.—19. IX. 06	innere Kiemen; 17—18 mm
9	Nr. 6 mit Luft- strom	10. III. 07	2—2 $\frac{1}{4}$	5.—7. IV. 07	3 $\frac{1}{2}$ $\times$ 2 $\frac{3}{4}$	7.—9. IV. 07	innere Kiemen; 18—19 mm
10	Nr. 6 mit Rotation oder Centri- fugieren	15. III. 07	2	5.—8. IV. 07	3 $\frac{1}{2}$ $\times$ 2 $\frac{1}{2}$	6.—9. IV. 07	innere Kiemen; 18—18 $\frac{1}{2}$ mm

für Wassereier üblich, das Ei verlassen, sondern nur der Zeit nach früher als bei niedriger Temperatur.

1) Zu dieser Tabelle sind die Anmerkungen 1—4 der vorigen Tabelle (S. 470—475) zu vergleichen.

Larven haben Hinterbeine		Erhalten Vorderbeine		Beginnen Schwanzresorption		Vollenden Metamor- phose		Letzte Messung (Tiere arterwach- sen)	
Datum	Totallänge in mm	Datum	Totallänge in mm	Datum	Totallänge in mm	Datum	Totallänge in mm	Datum	Total- länge in mm
13.—17. VI. 05	50—53	26.—28. VIII. 05	55—57	31. VIII. —1. IX. 05	51—55	2.—5. IX. 05	26—30	1. V. 07	52—59
2.—10. III. 06	49—51	10.—13. VI. 06	54—56	16.—19. VI. 06	51—54	20.—26. VI. 06	25—28	1. IX. 07	49—52
5.—12. III. 06	49—52	15.—16. VI. 06	54 $\frac{1}{2}$ —55	20.—23. VI. 06	50—51	24.—30. VI. 06	25—27	1. V. 08	50—53
19.—23. IX. 06	50—52	30. XII. 06 —2. I. 07	54—55	6.—8. I. 07	47—50	8.—12. I. 07	25—27	1. V. 08	51—53
8.—9. VII. 06	52—54	14. VIII. 06	57—58	20.—24. VIII. 06	55—56	28.—31. VIII. 06	30—31	1. V. 08	55—64
17.—20. VIII. 06	50—52	20.—22. XI. 06	54—56	27.—30. XI. 06	51—52	30. XI.— 8. XII. 06	25—26	1. V. 08	50—56
15.—20. IX. 06	48—51	22.—25. V. 07	52—53 $\frac{1}{2}$	29. IV.— 5. V. 07	49—51	1.—11. V. 07	23—24	1. X. 08	48—51
24.—28. II. 07	49—51	18.—22. IV. 07.	53—54	24.—30. IV. 07	47—51	30. IV.— 8. V. 07	23—25	1. X. 08	51—52
30. VIII. —9. IX. 07	48 $\frac{1}{2}$ — 50 $\frac{1}{2}$	25.—26. I. 08	53	31. I.— 3. II. 08	48—50	7.—11. II. 08	23	1. IV. 09	47—51
1.—12. IX. 07	49—50 $\frac{1}{2}$	24.—30. XII. 07	52 $\frac{1}{2}$ —55	31. XII. 07 —6. I. 08	48—50	4.—19. I. 08	23—24	1. IV. 09	52—54

2) Zur Anmerkung 2 ist hier jedoch beizufügen, daß man an den Wassereiern mit künstlich darin zurückgehaltenen Embryonen (Kultur Nr. 2—4 und 6—10) das bevorstehende Ausschlüpfen selten an deren Bewegung erkennen kann, weil sie in der Regel vollkommen in starrer Ruhe verharren und die Auslösung oder »Ekphorie« ihres Schlüpfinstinktes mit dessen motorischen Reaktionen vom Hüllenzersfall überholt wird. Man hat demnach hier nur den Grad dieses Zersfalls als Anhaltspunkt zur Verfügung: man sieht, ob die Hülle bereits derart zerfetzt ist, daß die Larve demnächst herausfallen muß.

3) Als Gegenstück zum Zwergwuchs der aus Landeiern aufgezogenen Vollkröten (und minder deutlich schon der jugendlichen Stadien) zeigt sich hier ein ausgesprochener Riesenwuchs der aus Wassereiern erzogenen Tiere (Fig. 24). Geburtshelferkröten, die von der Schnauzenspitze bis zur Cloake, also natürlich ohne Hinterbeine gemessen, 60 mm und darüber lang sind, finden sich in der Literatur überhaupt nicht beschrieben und dürften im Freileben auch tatsächlich nirgends vorkommen; v. BEDRIAGA (S. 347) gibt für das Männchen 40, für das Weibchen 47, DÜRIGEN (S. 560) 50 mm als Maximum an. Daß nicht etwa in Gefangenschaft gebotene überreichliche Nahrung die Schuld daran trägt, geht ja aus den gewiß nicht schlechter gefütterten Kontrollkulturen und dem Zwergengeschlechte aus künstlich am Aufplatzen verhinderten Landeiern sowie aus auf feuchtem Boden gehaltenen Landlarven zur Genüge hervor.

4) Was die Entwicklungsdauer anbelangt, so ist aus der Tabelle eine Wiederholung meines schon 1906 (*Alytes-Hyla*) mitgeteilten Befundes ersichtlich, nämlich daß die aus Wassereiern mit äußeren Kiemen entschlüpften Larven sich ebenso bald metamorphosieren wie andre Kaulquappen, die schon normalerweise ihre ganze Embryonal- und Postembryonalentwicklung im Wasser durchleben. Sowie aber künstliche, sekundär angewendete Mittel wiederum eine Zurückhaltung im Ei bis zu demjenigen Stadium bewirken, auf welchem das Schlüpfen aus Landeiern erfolgt, ist auch sogleich die postembryonale Entwicklung abermals um ein Beträchtliches ausgedehnt: eine neue Bestätigung dafür, daß die Verlegung einiger bei andern Anuren freilebiger Stadien ins Ei bei *Alytes* als Ursache der verlängerten Normal-Larvenentwicklung anzusprechen sei. Geht die Entwicklung aber noch länger als bis zu diesem fußlosen Stadium mit inneren Kiemen innerhalb des Eies vor sich, haben die auskriechenden Larven etwa gar schon Hinterbeine, — ein Zustand, welcher (s. vorige Tabelle, S. 472, 473) nur bei Landeiern, wegen allzu rascher

Hüllenmaceration aber nicht bei Wassereiern zu erzielen ist —, so tritt abermals Beschleunigung der Metamorphose ein.

2. Neotenieversuch.

Streng genommen hat der Neotenieversuch mit »Unterdrückung der Brutpflege durch experimentelle Mittel« wenig zu tun: nämlich nur insofern, als die hierzu verwendeten Eier dem Männchen abgenommen und gezwungen wurden, sich ohne Brutpflege zu entwickeln, also nicht im Sinne einer dem Männchen aufgeprägten Instinktvariation. Es war allerdings von vornherein nicht auszuschließen, daß eine solche Instinktvariation mittelbar durch den abweichenden Entwicklungsgang dennoch erzielt werden würde, was aber nicht eintraf. Da der Neotenieversuch sich organisch an die Besprechung der Entwicklungsdauer der aus Wassereiern stammenden Larven anschließt, so sei er an dieser Stelle in unsre Darstellung eingefügt.

Die Entwicklungsverkürzung der mit äußeren Kiemen versehenen, aus Wassereiern stammenden *Alytes*-Larven tritt merkwürdigerweise nur dann ein, wenn die Larven sich wirklich aktiv aus dem Ei befreien und wenn die Hülle sich in einem Zustande der Maceration befindet, welche ihnen dies gestattet, ohne daß aber die Hülle bereits von selbst zerfällt. Bewirkt man die Befreiung vor Eintritt der motorischen Reaktionen des Auskriechinstinktes durch operativen Eingriff, schneidet man also die Larven aus der Eihülle heraus, wobei man wahrscheinlich stets frühere Stadien entnimmt, wenngleich sie in ihren äußeren Charakteren mit den freiwillig ausgeschlüpften ein und dieselbe Stufe einzunehmen scheinen, so erhält man einen zwar nur geringen Prozentsatz von Larven, die nach jenem Gewaltakt noch lebensfähig bleiben; an diesen Larven aber nimmt man nun nicht etwa Entwicklungsbeschleunigung, sondern im Gegenteil stets die Erscheinung der partiellen Neotenie wahr, d. h. sie verharren weit über die zu erwartende Zeit der Verwandlung hinaus im Larvenzustande (Fig. 27). Durch das Herausoperieren schon aus normalen Landeiern (nur für solche hatte ich es 1906 [*Alytes-Hyla*] publiziert), noch vielmehr aus Wassereiern, wo es überhaupt leichter gelingt und ein etwas größerer Prozentsatz so behandelter Larven am Leben bleibt, gewinnt man also ein Larvenmaterial, welches für jene phylogenetisch so interessante Erscheinung, eben die Neotenie, von vornherein prädisponiert ist. Wenden wir nun zum Überflusse noch all diejenigen Faktoren zusammen an, welche ich bereits 1906

als für Verlängerung des Larvenlebens günstig ermittelt hatte, nämlich: Dunkelheit, niedrige Temperatur (10—12 Grad C.), Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, intensive Nahrungszufuhr, wenn der Normaltermin der Metamorphose herannaht, nach vorausgegangener streng regelmäßiger, aber etwas knapper Ernährung, — dann bekommt man Riesenlarven, welche mehrere Jahre im Wasser leben, ohne sich zur Metamorphose vorzubereiten. Bei Anwendung des letztgenannten Faktors, der Steigerung der Ernährung, muß man darauf achten, das richtige Stadium nicht zu versäumen, weil nachher, wie Looss ermittelt hat, ein Stadium folgt, auf welchem der Darm nicht funktionieren kann und wegen der Entwicklung der knöchernen Kieferbogen, welche die Bewegungsmuskeln der hornigen Larvenkiefer außer Tätigkeit setzen, weder das Nagen an festen Gegenständen noch das Erbeuten der Nahrung des erwachsenen Frosches möglich ist; dieses Stadium kennzeichnet sich äußerlich etwa durch den Moment des Durchbrechens der Vorderbeine. Die gesteigerte Nahrungszufuhr, und zwar eine mächtig gesteigerte Nahrungszufuhr, hat daher am besten einzusetzen, wenn eben schwache Vorwölbungen sich an der Stelle zu zeigen beginnen, wo die Vorderbeine durchdringen sollen. Ist dieser Augenblick nicht ungenützt vorübergegangen, so tritt bei neotenisch veranlagten Larven keine Unterbrechung der Nahrungsaufnahme ein, sondern sobald die knöchernen Kieferbogen sich entwickelt haben und statt der larvalen engen Hornkiefer das weite Froschmaul klafft, beginnt jäh, ohne Übergangsperiode, ohne Fastenzeit, die Ernährungsart des fertigen Frosches, unbeschadet dessen, daß der Ruderschwanz in übernormaler Länge und Breite persistiert. Die neotenische Riesenlarve ernährt sich alsdann vom Raube lebender Beute: sie frißt im Wasser lebende Insekten und Würmer oder solche, die man ins Wasser geworfen hat, packt sie in schnellem Vorstoß mit den Kiefern und hilft größere Bissen teils durch Anstemmen an harten Gegenständen — Glaswand des Behälters, Steine —, teils durch Nachstopfen mit den Vorderbeinen vollends in den Schlund befördern.

In meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*) hatte ich den Entwicklungsgang einer Larve beschrieben (S. 78ff.) und sie auf dem Höhepunkt ihrer neotenischen Entwicklung geschildert (dort Taf. V Fig. 3, hier Taf. XVII Fig. 27), welche Larve nur infolge Herausoperierens aus dem Ei, ohne zielbewußte Anwendung sonstiger Faktoren, 4 Jahre und 2 Monate als solche gelebt und sich erst dann in eine Vollkröte verwandelt hatte. Doch war vorher kein Zeichen

von Geschlechtsreife an ihr bemerkt worden, so daß dieser Fall noch der partiellen Neotenie einzureihen war. Seitdem aber ist es mir — wiederum nur in einem einzelnen Falle, der aber seiner positiven Resultate wegen fast ebenso wertvoll ist wie ein eventuelles weit zahlreicheres Material an solchen — gelungen, durch kombinierte Anwendung aller eben erwähnten Faktoren, welche behufs Hinausschiebung der Metamorphose zu Gebote stehen, bei einer *Alytes*-Larve totale Neotenie in dem Sinne zu erzielen, daß die Geschlechtsreife noch vor der Metamorphose erreicht war (Taf. XVII Fig. 28). Daß schließlich doch noch die Metamorphose eintrat, beeinträchtigt zwar in etwas die Eindeutigkeit des Falles; definitionsgemäß aber muß man ihn wegen Erlangung der Geschlechtsreife im Larvenzustande nichtsdestoweniger als totale Neotenie bezeichnen, und er stellt den ersten, einwandfrei bekannten Fall von totaler Neotenie bei einem Froschlurch dar. Wenngleich sich eine Angabe findet, wonach eine »beinahe erwachsene« *Rana temporaria* mit Schwanz gefunden worden sein soll, so ist jene Angabe (SCHLÄPFER) doch zu unvollständig, um aus ihr entnehmen zu können, ob die Größe des betreffenden Grasfrosches tatsächlich eine derartige war, daß sich Geschlechtsreife voraussetzen läßt.

Was meinen Fall anbelangt, so ist die Geschlechtsreife nicht nur aus der Größe erschlossen, sondern durch den (wenn auch nur künstlich zustande gebrachten) Fortpflanzungsakt bewiesen, und die auf diese sogleich näher zu detaillierende Weise gewonnene Nachkommenschaft war von größter Bedeutung in bezug auf das Vererbungsproblem.

Die Eltern der nachmals total neotenisch gewordenen Quappe stammten noch aus dem ältesten *Alytes*-Material, welches mir überhaupt zur Verfügung gestanden hatte: von meinem ersten Aufenthalt in Appenzell, wo ich sie im Sommer 1894 bei Weißbad gefangen hatte. Es ist nicht überflüssig, dies zu bemerken, da das in meiner vorigen *Alytes*-Arbeit (1906 *Alytes-Hyla*) beschriebene stärkst neotenische Exemplar ein Nachkomme von Freiburger (Breisgauer) Geburtshelferkröten war: die Verschiedenheit des Fundortes ist immerhin erwünscht, sonst könnte es scheinen, als ob gerade die Tiere des einen Fundortes schon von Natur aus für Neotenie disponiert seien; als handle es sich demnach um keinen erst zu erwerbenden, ihnen von den Experimentalbedingungen aufgeprägten Charakter, sondern um eine Keimesvariation.

Die Appenzeller Geburtshelferkröten hatten sich bereits mehrmals

in völlig normaler Weise fortgepflanzt. Am 15. März 1902 war dies wiederum geschehen, und ich nahm vier Männchen, die sich in vorausgegangener Nacht mit Eierschnüren beladen hatten, ihre Bürde ab und ließ sie ohne Brutpflege sich weiterentwickeln, zur Hälfte im Normalmedium (also außer Wasser, in feuchter Umgebung), zur andern Hälfte im Wasser. Um mir bequemen Einblick in die Entwicklungsvorgänge und Embryonalcharaktere zu verschaffen, entfernte ich bei all diesen Eiern die Gallerthülle, wie es zu diesem Zwecke auch HÉRON-ROYER bei den Eiern von *Alytes* getan hatte, so daß diese also jetzt nur noch von einer einzigen, sehr durchsichtigen Hülle, der Eihaut, umschlossen waren; so konnte mir dasjenige Stadium, welches sich mir bei früheren derartigen Versuchen als das für die Operation günstigste erwiesen hatte, nicht leicht entgehen. Äußerlich gleicht es, wie ich bereits sagte, demjenigen Stadium, auf welchem die Larven aus Wassereiern schon von selbst auszuschlüpfen pflegen: die äußeren Kiemen stehen auf der Höhe ihrer Entfaltung, der Schwanz ist bereits von stattlicher Länge und mit schmalem Flossensaum versehen; der Mund ist in den Darm geöffnet, trägt aber noch keine Hornkiefer; der Dottersack ist noch groß, so daß die Larven trotz ihres Ruderschwanzes unbeweglich sind und reglos auf dem Boden liegen; die Gesamtkörperlänge beläuft sich auf 12 bis 13 mm.

Dieses Stadium war zwischen dem 28. März und 3. April 1902 bei allen Land- und Wassereiern erreicht, das Herausoperieren wurde daher innerhalb der angegebenen Tage vorgenommen: es lieferte bei den Wassereiern weit bessere Resultate als bei den Landeiern, und obschon auch aus den letzteren einige Larven am Leben blieben und ausnahmslos partiell neotenisch wurden, gilt unsre weitere datenmäßige Feststellung doch nur den aus Wassereiern entnommenen Larven. Vom 7.—13. IV. 02 verschwanden hier die äußeren Kiemen wieder, vom 8.—15. IX. waren die Hinterbeine unter Differenzierung von Ober- und Unterschenkel, Fuß und Phalangen fertig entwickelt, die ganzen Tiere um dieselbe Zeit 50—55 mm lang. Bis hierher ist die Verzögerung gegenüber der Norm nicht einmal so hervorstechend: nun aber persistiert das Stadium mit den Hinterbeinen bei allen Exemplaren bis anfangs Mai 1904, bei demjenigen Exemplare aber, von welchem vorwiegend die Rede sein soll, bis 12. Mai 1906! Bei den andern kamen nämlich vom 5.—9. Mai 04 die Vorderbeine zum Durchbruch, worauf die Metamorphose (13.—23. VII. 04) nicht mehr lange auf sich warten ließ; sie hatten ihre Larvenent-

wicklung mit einer Totallänge von 85—88 mm (vor Beginn der Schwanzresorption gemessen) abgeschlossen. Von hier an beschäftigt uns also nur noch der Entwicklungsgang des zu jenem Termin als zweibeinige Larve übriggebliebenen Individuums. Es erhält am 12. Mai 1906 Vorderbeine und ist bis dahin 119 mm lang geworden; um den 20. Juli 06 mißt es 125 mm, verliert den Kaulquappenschnabel und erhält statt seiner das weitgespaltene Maul der Vollkröte (Fig. 28). Ein weiteres Längenwachstum zeigt sich nun nicht mehr, aber auch noch keine Resorption des enormen Ruderschwanzes. Dafür aber schwoh der Bauch des Tieres mächtig an, was in solcher Ausdehnung nur als Brunftanzeichen gedeutet werden konnte: es mußten reife Ovarialeier in den Oviduct eingetreten sein und hier dringend des Herausgepreßtwerdens durch ein Geburtshelfermännchen harren. Ein gleichwertiges Männchen, d. h. ein ebenfalls neotenisches, stand mir leider nicht zu Gebote; so konnte die Reinheit der Versuchsbedingungen nicht ganz gewahrt bleiben, und ich trachtete danach, eine männliche Vollkröte dazu zu bringen, das larvale Weibchen zu begatten. Am 10. September 06 stellte ich also das Aquarium, wo die neotenische Larve wohnte, in ein größeres Terrarium, welches ich bis zum oberen Rande des ganz aufgefüllten Aquariums mit Erde und Rasen belegte, und setzte zunächst einige 1903 gefangene Appenzeller Männchen hinein, die bereits im Versuch, durch hohe Temperatur eine Aufgabe der Brutpflege zu bewirken, mit Erfolg verwendet worden waren und denen der Brutpflegeinstinkt in der Tat ganz abhanden gekommen war, wofür sie den Instinkt eingetauscht hatten, zur Paarungszeit das Wasser aufzusuchen und hier die Copulation zu vollziehen. Das war denn auch der Vorteil, welchen ich gerade von diesen Männchen erwartete, denn bei einem andern Männchen hätte ich gar keine Aussicht gehabt, daß es die ans Wasser gebundene Larve aufsuchen und im Wasser umarmen werde. Für diesen Vorteil hätte ich auch zwei damit verbundene Nachteile allenfalls in Kauf genommen: den einen, kleineren, daß die Männchen vom selben Fundort stammten wie das neotenische Weibchen, was wiederum den Einwand des möglichen Vorhandenseins lokaler Keimesvariation nähergebracht hätte; den andern, größeren, daß die Reinheit des Versuches noch mehr darunter leide, wenn ich Tiere hineinbringe, die bereits durch andersgeartete Faktoren in einer heterogenen Richtung hin beeinflußt worden sind. Allein es kam gar nicht so weit, denn die Männchen, trotzdem sie regelmäßig im Aquarium badeten, suchten die weibliche Larve nicht auf. Ich versuchte es mit andern

normalen Männchen, die ihren Brutpflegeinstinkt nicht abgelegt hatten, allein diese suchten nicht einmal das Wasserbecken auf. Durch Trockenheit dazu gezwungen, kam es doch zu keiner Copulation, trotzdem ich selbstverständlich in allen Fällen ausgesprochen brünftige Männchen ausgewählt hatte. Die Ursache des Mißlingens lag jedenfalls nicht daran, daß sich die Männchen vor der ungewohnten Larvengestalt des Weibchens scheuten; denn erfahrungsgemäß ist es wenigstens den Schwanzlurchen ganz gleichgültig, ob sie es mit einer geschlechtsreifen Larve oder einem Vollmolch zu tun haben, wenn nur die Brunftabzeichen stark hervortreten. Allerdings tragen hier sowohl die ausgebildeten als auch die Larvenformen einen Schwanz, dort, bei den Froschlurchen, nur die letzteren. Man wird den Anuren diesbezüglich aber um so weniger Empfindlichkeit zuschreiben dürfen, als die tollbrünftigen Männchen sich zur Paarungszeit ohne weiteres auch auf Fischen, ja leblosen Gegenständen festklammern. Vielmehr wurde wahrscheinlich zum unüberwindlichen Hindernis, daß das Männchen, um jenes neotenische Weibchen zu umfassen, etwa 20 cm tief im Aquarium hätte hinabtauchen müssen. Ich verringerte den Wasserstand, soweit es anging, ohne das Bestehenbleiben der Neotenie bei dem Weibchen zu gefährden und eine unerwünschte Metamorphose herbeizuführen, durch Einbringen einer Kiesschicht — alles vergebens. Ich versuchte endlich noch ein letztes: Männchen der Appenzeller Serie von 1903, welche gewohnt waren, im Wasser zu copulieren, allerdings nur in einer Tiefe von höchstens 5 cm, auf welches Maß sie hier aus gedachtem Grunde nicht erniedrigt werden durfte, — derartige Männchen also ließ ich ihre eignen Weibchen, d. h. solche der gleichen Versuchsserie, bespringen und löste sie dann ab, bevor Austreten der Eier und Samenerguß stattgefunden hatte: sie waren dann so geil, daß sie ohne weiteres die Finger meiner Hand umklammerten und mit ihren Hinterbeinen die reibenden Begattungsbewegungen ausführten. In diesem Zustande tauchte ich sie unter, brachte sie zur neotenischen Larve und suchte sie an dieser zu befestigen. Anfangs schienen sie sie auch umklammern zu wollen, sobald aber die Larve in jähem Schwimmstoß, unter kräftigem Schlagen mit ihrem Ruderschwanz, die tiefsten Stellen des Aquariums aufsuchte, war dies ihrem Reiter zu viel, und er ließ los.

In Anbetracht des Fehlschlagens einer natürlichen Copulation preßte ich, als am 19. September der Leibesumfang des neotenischen Weibchens besorgniserregenden Umfang angenommen hatte, durch geeignete, streichende Handbewegungen (ähnlich wie man beim

Abstreichen von Fischrogen verfährt, eine Manipulation, die mit einiger Übung auch an trächtigen Anurenweibchen ganz leicht auszuführen ist) die reife Eiermasse heraus und besamte sie mit dem Sperma eines südfranzösischen, in voller Brunft befindlichen Männchens: ich erhielt auf diese Weise 18 befruchtete Eier, welche als Wassereier behandelt wurden und sich recht gut weiterentwickelten. Über ihr ferneres Schicksal soll der vierte Hauptteil vorliegender Arbeit, »Vererbung der Fortpflanzungsveränderung«, berichten.

Vom Tage der gewaltsamen Entbindung angefangen und möglicherweise infolge dieser groben Behelligung zeigten sich jedoch bei der Larve, deren totale Neotenie durch den Besitz reifer, befruchtungs- und entwicklungsfähiger Eier erwiesen war, Präliminarien einer endlichen Verwandlung in die Vollkröte. Am 12. Oktober 1906 verließ sie, trotzdem der Schwanz noch ansehnliche Länge besaß, wider Erwarten das Wasser. Das Spiraculum war noch eine Woche später offen, am 20. Oktober aber geschlossen. Der Schwanz wurde nun mit großer Geschwindigkeit resorbiert und war am 1. Dezember nur noch als kurzer, kegelförmiger Stummel wahrzunehmen. Nimmt man diesen Zeitpunkt als Ende der Larvenentwicklung an, so ist das Tier 4 Jahre und 8 Monate, vom Tage des (künstlich eingeleiteten) Verlassens der Eihülle gerechnet, Larve gewesen, vier Monate länger als die 1906 vorgelegte neotenische Larve, welche aber von der jetzt beschriebenen in bezug auf Körpergröße und sonstige Charaktere einer stärker ausgesprochenen Neotenie bei weitem mehr übertroffen worden ist, als der relativ geringe Zeitunterschied von 4 Monaten würde vermuten lassen. — Leider ist es nie mehr möglich gewesen, von diesem neotenisch gewesenen Tiere auch noch nach seiner Verwandlung Nachkommenschaft zu erhalten.

Als eine von den Kontrollen zum Neotenieversuch und als Probe, ob sich nicht auch dadurch Neotenie hervorrufen lasse, wurde auch künstliche Besamung von *Alytes*-Eiern ausgeführt. Diese wurden dem Oviduct des betreffenden Weibchens, das Sperma der Vesicula seminalis eines Männchens entnommen. Das Männchen muß zu diesem Zwecke getötet werden, das Weibchen nicht, wenn die Eier sich durch Bauch- und Lendenmassage abstreichen lassen. Die Eier entwickelten sich aber je nach dem Medium gerade so, wie es Wasser- und Landeier sonst tun, und ebenso die daraus hervorgegangenen Larven, also ohne Neotenie.

3. Feuchtigkeitsversuch.

Bei Beschreibung des Temperaturversuches wurde darauf Bedacht genommen, zu zeigen, daß bei erstmaliger Unterdrückung des Brutgeschäftes rein physikalische Faktoren maßgebend sind: die Wärme treibt *Alytes* an, im Wasser Kühlung zu suchen; hier finden daher die Copulationen statt und hier können die dabei herausbeförderten Laichschnüre an den Schenkeln der Männchen nicht haften, weil alsbald deren Gallerthülle aufquillt und ihre Klebrigkeit verliert.

Es lag nun nahe, diesen Effekt einfacher herbeizuführen, ohne sich erst erhöhter Temperatur als Vermittlerin zu bedienen. Durch Isolierung des Faktors »Feuchtigkeit« mußte es ebenfalls glücken, das Anhaften der Eierschnüre zu hindern. Ich ging dabei in zweifacher Weise vor: erstens, indem ich die Pärchen von vornherein ganz im Wasser hielt, zweitens, indem sie in ihren Behälter ein geräumigeres Wasserbecken als sonst erhielten, daneben zwar auch eine kleine Landabteilung, deren Boden aber durch täglich mehrmaliges starkes Besprengen beständig sehr naß erhalten wurde. Als Versuchstemperatur versteht sich hier durchweg eine schwankende, im Winter niedrige, so daß ununterbrochener Winterschlaf eintrat, im Sommer 17 Grad C. kaum je überschreitende, wie bereits in den Normalkulturen des Temperaturversuches angegeben. Diese normalen Zuchten sind auch als Kontrollen des Feuchtigkeitsversuches zu nehmen.

a) Haltung ganz im Wasser.

Die technische Grundlage dieses Versuches ist ganz ähnlich wie beim Versuch »Zeitigung der *Alytes*-Eier mit Brutpflege des Vaters im Wasser« meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*, S. 58—60): Ich setzte die Geburtshelferkröten in ein Aquarium, das über einer Schicht rein-gewaschenen Sandes 2—3 cm hoch mit Wasser angefüllt war. Tieferer Wasserstand ist unmöglich, da die des ausdauernden Schwimmens und Tauchens ungewohnten Tiere darin ertrinken würden; tiefer Wasserstand und nur ein ganz kleines Plätzchen über der Oberfläche, etwa auf einem Stück schwimmender Korkrinde, ist gleichfalls unmöglich, da die Tiere in diesem Falle lieber wochenlang enge zusammengedrückt oder aufeinanderhockend die Insel besetzt halten, als daß sie sich ins Wasser wagen. Im seichten Wasser aber, wo sie nirgends zu schwimmen gezwungen sind, sondern überall festen Grund finden und daher stets bequem Atem holen können, ertrugen sie, zumal wenn ich aus flachen Steinen dunkle Höhlen herstellte, ihr Schicksal in diesen mit Ruhe und Ausdauer.

Nur aber schritten sie nicht zur Fortpflanzung. Selbst Weibchen in vorgertückten Stadien der Legereife fanden kein Männchen, das bereit gewesen wäre, ihnen die Eierlast abzutreiben und zu befruchten, so daß sie diese entweder spontan herauspreßten, in welchem Falle der Laich, da unbefruchtet, natürlich zugrunde gehen mußte, oder daß sie an Legenot selbst eingingen.

Auf dreierlei Art konnte ich trotzdem entwicklungsfähige Eier dem Medium dieses Versuches exponieren: 1) Indem ich die Männchen, welche sich in den Normalkulturen bereits mit Eiern beladen und somit Brutpflege auszuüben begonnen hatten, erst dann ins Aquarium übertrug. Es liegt dann nur eine Wiederholung des negativ endenden Versuches »Zeitigung der *Alytes*-Eier mit Brutpflege des Vaters im Wasser« aus meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*) vor: das Wasser, von welchem die Eierballen ständig umspült sind, läßt kein Antrocknen ihres Überzuges zustande kommen; dieser bleibt daher weich und elastisch, so daß sämtliche Männchen schon nach 1 bis 2 Tagen der Eierpakete ohne Zutun ihrerseits verlustig gehen. — 2) Indem ich jenen Männchen im allerersten Beginn ihrer Brutpflege die Laichballen abnehme und lose ins Aquarium bringe: es liegt dann lediglich eine Wiederholung des Versuches »Zeitigung der *Alytes*-Eier ohne Brutpflege des Vaters im Wasser« meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*) vor, in welchen Versuch infolge Nichtklebenbleibens der untergetauchten Laichschnüre an den Schenkeln der Männchen schon der vorige Versuch ohnedem übergangen war. — 3) Indem ich Pärchen, die in den Normal- oder Wärmekulturen zu copulieren begonnen hatten, ins seichte Aquariumwasser übertrug. Es ereignete sich dann einige Male, besonders bei Pärchen aus Wärmekulturen, wo sie ohnehin bereits gewohnt waren, im Wasser zu copulieren, daß sie einander trotz jener Übersiedlung nicht losließen, sondern ihre Eier herausbeförderten und befruchteten, und daß die Eierschnüre selbstredend infolge der Einwirkung des Wassers nicht an den Schenkeln blieben, auch wenn Männchen, die vorher Normalkulturen angehört hatten, schwache Versuche unternahmen, jene umzuwickeln. Gewöhnlich aber unterließen auch sie es von vornherein, da sie, offenkundlich sofort nach der Samenentleerung ernüchtert, der ungewohnten Umgebung sich erst bewußt wurden und nun nur noch das Bestreben zeigten, ohne Rücksicht auf die Nachkommenschaft aus dem Wasser zu klettern. Männchen, die vorher Wärmekulturen angehört hatten, unterließen naturgemäß, kraft der ihnen immanenten Instinktvariation, von vornherein jeden Versuch, die Eier aufzuladen.

Es ist klar, daß all diese Versuche zu keiner durch den Faktor »Feuchtigkeit« allein hervorgerufenen Instinktviation, wenigstens sicher nicht in erster Generation der Versuchstiere, führen konnten, weil ja spontane Fortpflanzung im Aquariumbecken überall ausgeschlossen blieb. Daran ändert sich natürlich nichts, wenn die durch erwähnte Kunstgriffe in der Wasserkultur gewonnenen Eier nicht durchwegs als Wassereier, sondern zum Teil auch als Landeier weiterbehandelt wurden. Wenn ich alle Versuchsreihen in diesem, wie in vorangehenden Hauptversuchen trotz ihres Fehlschlagens so umständlich schildere, so geschieht es in der Meinung, daß es nicht unwesentlich sei, auch die Umwege überblicken und beurteilen zu lernen, welche mittelbar zur Wahl der richtigen Wege überleiten und immerhin geeignet sind, bei Wiederholungen der Versuche ein nochmaliges Irrren in gleicher Richtung vermeiden zu lassen.

b) Haltung in nasser Umgebung.

Alytes liebt im allgemeinen mehr die Trockenheit als die Feuchtigkeit. Wie jedes Amphib ist ihr zwar häufige Anfeuchtung der Haut behufs Aufrechterhaltung ihrer respiratorischen Funktion unentbehrlich, aber sie begnügt sich zu diesem Zwecke mit ganz vorübergehenden täglichen Bädern in Tau oder Pfützen, wogegen sie in der übrigen Zeit des Tages trockene Örtlichkeiten aufsucht. In Gefangenschaft, auch in dem hier zuerst aufgestellten Wärmeversuch, gereicht es ihr nur zum Wohlbefinden, wenn die innere Einrichtung des Terrariums, wenn also Erde, Moos und Steine staubtrocken sind, — falls nur immer Gelegenheit bleibt, in der Dämmerung oder, bei größerer Hitze, auch am Tage das Bassin aufzusuchen. Dies sehr im Gegensatze zu den Erdsalamandern, denen man stets ein ganz ausgiebiges Maß von Luft- und Bodenfeuchtigkeit sichern muß, zumal wenn sie höhere Temperaturgrade ertragen sollen; deshalb ist die Rolle des Temperaturfaktors an der experimentell hervorgerufenen Entdifferenzierung des Zeugungsablaufs eine viel reinere, selbständigere im Falle von *Alytes*, als im Falle von *Salamandra*.

Alytes bedarf umgekehrt erst einer gewissen Trainierung, bis sie große Nässe dauernd aushalten kann, ohne Schaden zu nehmen. Bei dem jetzt zu besprechenden Versuch wurde die im wesentlichen aus Steinen, Erde und Moosrasen bestehende Bodenfüllung des Terrarium-Landteiles, der vom hier besonders groß gewählten Wasserbecken übrig blieb, fortwährend sehr naß erhalten; die Bodenfeuchtigkeit teilt sich natürlich bis zur Sättigung auch der Luft mit, um so mehr

als die Ventilationsklappen hier geschlossen gehalten und täglich nur kurz, während der Pflegemanipulationen (Fütterung, eventuelle Reinigungshandgriffe) geöffnet wurden. Eine derartige Kultur, mit den trockenheitsliebenden *Alytes* beschickt, war anfangs mit betrübendem Materialverluste verbunden, und bei einem schließlich fest eingewöhnten Bestande schienen sich bezüglich der Fortpflanzung dieselben Schwierigkeiten geltend zu machen wie in der Wasserkultur: die Tiere wurden nicht brünftig.

Doch wenigstens durch zwei bessere Mittel, als sie bei Haltung ganz im Wasser zur Anwendung kommen durften, vermochte in der Naßkultur sogleich Nachkommenschaft erzielt zu werden: 1) Durch Übertragung von Pärchen, die in Normalkulturen Anzeichen von Brunft zu zeigen begonnen hatten. Diese Anzeichen gingen im nassen Terrarium nicht wieder zurück, sondern steigerten sich bis zum erwünschten Höhepunkt. — 2) Eine noch bessere Annäherung an das Gelingen des in Rede stehenden Zuchtversuches bedeutete es, als es sich traf, *Alytes*-Pärchen aus dieser selben Kultur dadurch brünftig zu bekommen, daß ich sie einige Wochen vor dem zu erwartenden Eintritt der Brunftperiode in ein andres, normal eingerichtetes Terrarium versetzte, dann, nachdem dort die Weibchen durch zunehmenden Leibesumfang ihre Legereife, die Männchen durch häufiges Ertönenlassen ihres Lockrufes ihre Begattungsbereitschaft dokumentiert hatten, ins nasse Terrarium zurückversetzte, wo sie dem Fortpflanzungsgeschäfte oblagen.

Der Vorgang spielte sich ab wie folgt: trotzdem den Kröten nur sehr wenig Festland zur Verfügung stand, fiel es ihnen niemals ein, das Bassin aufzusuchen, höchstens daß ein Tier im Bewegungsdrange oder während der ungestümen motorischen Begattungsreaktionen unfreiwillig ins Wasser plumpste, um es alsbald, selbst eine Unterbrechung der begonnenen Umarmung in Kauf nehmend, zu verlassen. Da die Landabteilung zur Anfeuchtung der Haut genug Feuchtigkeit bot, hätte nur eine sehr hohe Temperatur die Tiere ins Wasser treiben können, welche aber im gegenwärtigen Versuche, der Isolierung des Feuchtigkeitsfaktors zuliebe, vermieden werden sollte. Es fanden denn auch die Entbindungen auf dem Lande statt, und die Männchen wickelten die Schnur in gewohnter Weise um ihre Hinterschlenkel.

Infolge Übermaßes an Feuchte war jedoch ihres Verbleibens hier nicht lange. Die Gallerte sog sich vom nassen Boden her voll Wasser, die Verbindungsschnur zwischen den einzelnen Eiern

leitete es weiter, so daß bald auch die höchstbefindlichen Eier in gequollenen Hüllen lagen. Zwar dauerte es etwas länger als bei untergetauchten Eiern, bis sie infolge Aufhörens der Klebefähigkeit und Nichteintrittes ihrer Kontraktionsfähigkeit herabglitten, aber nach 2 bis 3 Tagen hatte kein Männchen mehr Laichschnüre um seine Schenkel.

Zu einer Instinktviation und Entwicklungsabweichung konnte aber der Versuch nicht führen: erstens deshalb nicht, weil immer erst eine Unterbrechung des Aufenthaltes in feuchtigkeitsgesättigter Umgebung nötig war, um den Fortpflanzungstrieb überhaupt aufkommen zu lassen; zweitens weil das Abbläichen immer außerhalb des Wassers stattfand, daher von vollständiger Zurückführung der *Alytes*-Fortpflanzung in den ursprünglichen Laichmodus der übrigen Anuren nicht gesprochen werden konnte. Das Unterbleiben der Instinktviation äußerte sich denn auch deutlich dadurch, daß die Männchen bei jeder neueintretenden Paarung wiederum wenigstens den Versuch machten, die bekannte Brutpflege auszuüben, und immer nur sekundär durch das rein physikalische Hindernis davon abgehalten wurden. Selbst die zur Durchführung des Fortpflanzungsaktes in diesen Versuch (natürlich aber in gesonderte Versuchsbehälter) übertragenen Männchen des Wärmeversuches, welche dort nie mehr Brutpflege ausgeübt hatten, verfielen mit der Zeit, d. h. im Laufe einiger Laichperioden, wieder in ihre alten Gewohnheiten zurück; sie lieferten dadurch einen weiteren Beweis für die Tatsache, daß mit Feuchtigkeit allein, ohne Temperaturwirkung, in unserm Falle nichts auszurichten sei.

Endlich ist zu bedenken, daß ja die hier abgelegten Eier auf dem feuchten Boden liegen blieben, ohne ins Wasser zu gelangen; in eigne Kulturgefäße (Glasdosen) mit ungefähr gleich feucht gemachtem Bodensatz übertragen, entwickelten sie sich nach dem Charakter normaler Landeier. Das Plus an Feuchtigkeit, welchem sie hier ausgesetzt waren, vermochte ihnen dennoch nicht das Tempo und die sonstigen Eigentümlichkeiten der Entwicklung von Wassereiern aufzuprägen; die Larven verließen die Hüllen zur gehörigen Zeit, bereits mit inneren Kiemen versehen, und unterschieden sich auch im Verlaufe ihrer Postembryonalentwicklung in nichts von denen der normalen Kontrollzucht. Ein Teil der Eier, welcher nicht auf dem feuchten Boden belassen, sondern ins Wasser gelegt wurde, entwickelte sich nach dem Charakter der Wassereier, aber ohne daß diese Entwicklungsabweichung bei den daraus hervorgegangenen Kröten zur Instinktabweichung führte.

c) Trockenheitsversuch.

Im Anfange der ersten Laichperiode in hoher Temperatur war es wiederholt vorgekommen, daß die Laichabgabe noch auf dem Lande stattfand; und die Ursache, welche die Männchen auch hier bewog, von Brutpflege abzusehen, waren von den im Wasser wirk-samen Ursachen wesentlich verschieden: im Wasser verhinderte das allzu rasche Aufquellen, auf dem Lande — vorausgesetzt, daß die Temperatur hoch genug ist — das allzu rasche Eintrocknen der Gallerthülle, daß diese samt den von ihr umgebenen Eiern an den Schenkeln der Männchen festhält.

Es war deshalb zum guten Schlusse noch notwendig, die letzt-erwähnte Hemmung, welche im Temperaturversuch zur Ursache für Unterdrückung der Brutpflege werden konnte, ohne Vermittlung eines zweiten Faktors, sohin ohne Beihilfe hoher Temperatur-grade herzustellen. Während sich die bisher erledigten Reihen a und b des Feuchtigkeitsversuches — allerdings vergeblich, wie wir sahen — bemühen, das Aufhören des Brutpflegeinstinkts durch Übermaß an Feuchtigkeit hervorzurufen, tut dies die jetzt zu besprechende Versuchsreihe c durch Abwesenheit von Feuchtigkeit — ebenfalls mit negativem Erfolg, wie wir gleich hören werden.

Alytes bedarf, wie alle Amphibien, eines gewissen Maßes von Feuchtigkeit, sonst kann die für das Tier lebenswichtige Hautat-mung nicht mehr vor sich gehen. Wie bereits betont wurde, muß aber jene unentbehrliche Feuchtigkeitsmenge dem Tiere nicht ununterbrochen zuteil werden, sondern es kann absolute Trockenheit damit abwechseln. Die Kröten fühlen sich sogar sichtlich sehr wohl unter solchen Bedingungen, also wenn sie es ganz trocken haben, anderseits, so oft es ihnen beliebt, in einem bereit gestellten Napf baden können.

Der Versuch wurde nun in der Weise gehandhabt, daß die Tiere in Terrarien kamen, die nur mit ausgeglühtem, trockenem Sande belegt waren. Als Verstecke dienten Steine und mit ihrer Hohlseite dem Boden aufgelegte Rindenstücke, die ebenfalls vollkommen ausgedörzt wurden und trocken blieben. Dem Badebedürfnis trägt ein kleines Wasserbecken Rechnung.

Zweierlei Annahmen hinsichtlich des Fortganges dieser Kultur, wo die Tiere gut gediehen und ohne weitere Kunstgriffe zur regel-rechten Zeit brünftig wurden, erschienen zuvörderst gerechtfertigt: 1) die exzessive Trockenheit konnte, wie dies die exzessive Wärme

vermocht hatte, die Tiere während ihrer Liebesspiele ins Wasser treiben, hier konnten dann möglicherweise die Eiablagen erfolgen, wegen Aufquellens der Gallerte aber nicht zur Brutpflege führen; 2) die Eiablagen konnten dennoch auf dem Lande statthaben, aber wieder nicht zur Brutpflege führen, hier wegen zu raschen Eintrocknens der Gallerte.

Entsprechend diesen beiden Prämissen wurde denn auch vorgegangen, wobei sich sofort herausstellte, daß die Trockenheit der Landabteilung durchaus nicht imstande war, die Kröten während der entscheidenden Phase ihres Laichaktes ans Wasser zu fesseln. Sie besorgten die Befeuchtung ihrer Haut einfach vorher und copulierten dann auf dem Lande. Hierzu gesellte sich, falls das Wasserbecken während dieses ganzen Zeitabschnittes im Behälter stehen blieb, ein weiterer Übelstand: im Umkreise des Beckens wurde der Sand feucht, weil die aus ihm heraussteigenden Kröten immer etwas Wasser mitbrachten, welches hier von ihnen abtropfte. Und gerade diese einzige, feuchte Stelle des Terrariums war den copulierenden Kröten die liebste, hier vollzogen sie ihr Laichgeschäft unter Aufladen der Eierschnüre in völlig normaler Weise. Durch Belegen der Bassinumgebung mit Kies und täglich ausgewechselter dicker Filtrierpapierlage sowie dadurch, daß als Wasserbecken Keimschalen mit Doppelrand verwendet wurden, wo der größte Teil des an den Kröten adhärierenden Wassers zwischen äußerem und innerem Schalenrand abfloß, wurde diese Schwierigkeit so ziemlich behoben, änderte aber nichts an dem negativen Ergebnis des bis hierher eingeschlagenen Verfahrens.

Deshalb wurde von nun an das Wasserbecken nach eingetretener Brunft der Kröten aus dem Terrarium entfernt und ihnen 1—2 Tage vorenthalten. Länger ist dies unmöglich, denn schon innerhalb dieser kurzen Zeit wird ihre Haut faltig und verschrumpft, die so wohlgenährten Tiere sehen aus, als hätten sie seit Monaten nichts gefressen, und drängen sich allesamt in eine Ecke zusammen, um von der Feuchtigkeit, welche die Drüsen ihrer Haut abscheiden, das Leben zu fristen. Dabei werden noch Teile der Bauchhaut, Handteller und Fußsohlen rötlich und bläulich unterlaufen, die Augen, sonst vorquellend und glänzend, matt in ihre Höhlen zurückgezogen. Nach zwei Tagen waren sie so feuchtigkeitshungrig geworden, daß sie sofort das ihnen wiedergegebene Wasserbecken aufsuchten. Aber auch diese Maßregel half nichts: denn die Brunfterscheinungen waren in der trockenen Umgebung zum Stillstand gekommen; weder hatten

Copulationen auf dem trockenen Lande stattgefunden, noch fanden sie jetzt im Wasser statt, als das Becken in den Behälter zurückgestellt wurde. Die Kröten badeten gierig, dann erst erwachte wieder der Geschlechtstrieb in ihnen und sie vollzogen Paarung und Entbindung auf dem Lande, dessen Trocknis in diesem vollgesogenen Zustande der Kröten für das Ergehen der Eier gleichgültig blieb. Aber auch wenn die Paarung nicht unmittelbar nach dem Bade stattfand, sondern erst Stunden darauf, nachdem die Tiere wieder ganz trocken geworden waren, stellte sich heraus, daß die vollständige Trockenheit des Mediums nicht imstande war, ein so schnelles Eingehen und Hartwerden zu bewirken, wie dies mit Zuhilfenahme hoher Wärmegrade so wohl gelungen war. Da das mit Schrumpfung der Gallerte Hand in Hand gehende Aufhören der Klebrigkeit hier erst erfolgte, nachdem die Männchen vollauf Zeit gehabt hatten, die Schnüre nicht nur um ihre Schenkel zu schlingen, sondern sie auch tüchtig ankleben zu lassen, so bewirkt das nachherige Eingehen der Hülle, gerade weil es immerhin etwas rascher geschah als in Normalkultur mit mäßigem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung, nur ein desto stärkeres Sitzen der Fessel. Der Versuch endigt also auf allen Linien mit voll durchgeführter Brutpflege seitens der Männchen; in seinen Begleiterscheinungen ähnelt er dem Versuch »Zeitigung der *Alytes*-Eier mit Brutpflege des Vaters auf trockenem Lande« meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*), S. 53 ff.

IV. Vererbung der Fortpflanzungsveränderung.

Dieselben Schwierigkeiten, welche sich dem Unternehmen entgegenstellten, die jungen Erdsalamander zur Geschlechtsreife und Geschlechtsausübung aufzuziehen, erhoben sich auch, als Gleiches für die jungen Geburtshelferkröten anzustreben war. Die Aufzucht als solche ist leicht, besonders seit es in unsrer Anstalt durch Massenzucht geeigneter Kleinfuttermittel, besonders kleiner Fliegen (*Drosophila*, *Psychoda*, Culiciden), Käfer (*Gnathocerus*) und Würmer (*Enchytraeus*) möglich geworden, das Nahrungsbedürfnis solch junger Raubtiere in naturgemäßerer und weniger zeitraubender Weise zu befriedigen, als es früher durch Surrogate in Gestalt künstlich bewegter Fasern rohen Fleisches u. dgl. der Fall war (vgl. hierüber PRZIBRAM 1908/9, Kapitel »Futterzuchten«). Allein wenn die Aufzucht in Zimmerbehältern mit ihren beschränkten Raumverhältnissen vor sich geht, tritt leicht ein Mißverhältnis zwischen Bewegung und

Ernährung ein, eine zu starke Verschiebung zugunsten der letzteren, welche fettige Degeneration der Geschlechtsdrüsen zur Folge hat.

Deshalb spielten bei Erziehung geschlechtstüchtiger Individuen die Freilandterrarien abermals eine große Rolle. Ihre Beschreibung findet der Leser in meiner Arbeit »Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, I. und II. Mitteilung« (1907, S. 27—28), sowie bei PRZIBRAM 1908/9, Kapitel »Landaanlage«, mit Photographie.

Da sich im Garten unsrer Anstalt zur Zeit des Beginnes der Vererbungsversuche nur vier solcher für Zuchtzwecke geeigneter Freilandterrarien befanden, war es nötig, die *Alytes*-Zuchten mit denen von *Salamandra* zu vereinigen, was aber bei der Größe jener Zwinger und in Anbetracht der Versuchsart die Zucht weder hinsichtlich ihres Fortganges noch hinsichtlich ihrer Reinheit schädigen konnte. Leichter kontrollierbar sind ja allerdings die stets streng isolierten Zimmerzuchten, weshalb ich auch diesmal die Vorsicht gebrauchte, einen Teil der Tiere pärenchenweise in Behälter des Gebäudeinnern zu bringen, sobald draußen der Paarungstrieb eingesetzt hatte.

Soeben sprach ich von den Schwierigkeiten, welche sich dem Geschlechtsreifwerden der jungen *Alytes* entgegensetzten; immerhin sind aber diese Schwierigkeiten erheblich geringer als bei *Salamandra*. Solche Pärchen z. B., die nur erst einmal im Freien brünftig geworden waren und so die Erlangung ihrer Fortpflanzungsfähigkeit angezeigt hatten, können dann ruhig in Zimmerbehältern bleiben und werden doch mit jeder neuen Laichperiode wiederum brünftig. Ja ein gewisser Prozentsatz aus dem Ei aufgezogener *Alytes* bedarf der Freilandkultur überhaupt nicht: ein Mehrerfolg gegenüber *Salamandra*, der einerseits sicherlich in konstitutionellen Unterschieden zwischen *Alytes* und *Salamandra* begründet ist — denn bei *Salamandra* ist mir derartiges bis heute nicht gelungen —, anderseits auf den Fortschritten in der Beschaffung natürlichen Futters basiert.

Ein weiteres Moment, welches die Zuchterfolge von *Alytes* im Vergleich zu denjenigen von *Salamandra* erleichtert, ist der raschere Eintritt der Geschlechtsreife bei dem Froschlurch. Die Salamander bedurften im Minimum $3\frac{1}{2}$ Jahre, bis sie zum ersten Male trächtig wurden; die Geburtshelferkröten erreichen das analoge Stadium im Alter von 2 Jahren, in hohen Temperaturen, deren stimulierender Einfluß auf die Reifung der Geschlechtsprodukte ja auch aus andern Erfahrungen bekannt ist, sogar noch um ein Jahr früher. So kommt es, daß die jetzt bereits vorliegenden Zuchtergebnisse an zweiter und zum Teil dritter Generation der Versuchstiere unvergleich-

lich vollständigere und vielseitigere sind, als sie in meiner vorvorjäh-rigen Salamanderarbeit (1907, *I. u. II. Mitt.*) publiziert werden konnten.

Es liegt Nachkommenschaft vor von Tieren aus folgenden Ver-suchskategorien:

1. Normale Kontrollkulturen.

Die Eier werden vom Brutpflegenden Männchen bis zum Aus-schlüpfen der Larven um die Schenkel gewickelt herumgetragen (Fig. 1) und sind in dieser Zeit, abgesehen von täglichen, minutenlangen Bädern, welche das väterliche Tier sich und damit zugleich auch den Eiern angedeihen läßt, der Luft ausgesetzt (»Landeier«); nach Ablauf dieser Zeit schlüpfen die Larven anläßlich eines oder mehrerer von jenen Bädern aus und verbringen die Entwicklungsperiode bis zur Metamorphose im Wasser.

Es wurde schon an früherer Stelle bemerkt, daß es uns gelungen ist, die Bedingungen der Normalzucht so sehr denen des Freilebens gleich zu machen, daß keine Abweichung vom normalen Brutgeschäft vorkommt. Wesentlich dabei ist die Einhaltung sehr gemäßigter, im Winter so niedriger Temperaturen, daß die Tiere wenigstens zeit-weilig in Erstarrung verfallen.

Unter diesen Umständen sind auch die Nachkommen der Kon-trollzucht, von denen seit 1903 nicht mehr unterbrochene drei Gene-rationen vorliegen, vollständig normal in ihren Laich- und Brutpflegegewohnheiten. Die im Sommer 1903 bei Appenzell gefangenen Geburtshelferkröten, unter denen sich damals schon eier-tragende Männchen befanden, lieferten aus diesen schon im Freien befruchteten Eiern die zweite, im Sommer 1905 geschlechtsreif ge-wordene Generation, die von der letzteren 1905 gelegten Eier waren bis zum Frühherbst 1907 zur geschlechtsreifen dritten Generation geworden, und die jetzt lebende junge Generation, welche bis Herbst 1909 geschlechtsreif werden soll, ist somit die vierte dieser Zucht oder die dritte, in Gefangenschaft auf normale Weise gezeitigte und entwickelte Generation. Diese Zucht ist daher auch die Stammzucht, aus welcher das Material entnommen wird, wenn es sich entweder darum handelt, neue Versuchsreihen aufzustellen oder Tiere aus be-reits bestehenden Versuchsreihen mit normalen Tieren zu kreuzen¹⁾.

¹⁾ Über die Kreuzungsversuche und das MENDELSche Verhalten der neu erworbenen Charaktere wird, um deren Vervollständigung abzuwarten, erst in einer späteren Arbeit berichtet werden.

Die meisten Versuche, zu denen anfangs frisch aus dem Freileben bezogene Tiere verwendet wurden, sind bereits mit Exemplaren aus zweiter oder dritter Generation der Kontrollzucht nachgeprüft worden, was den unschätzbaren Vorteil bietet, daß hier sämtliche Laichperioden unter Aufsicht des Beobachters stattgefunden haben, es also genau bekannt ist, daß sie normal verliefen, und der Einwand, es könnten schon aus dem Freileben stammende Instinktvariationen und Entwicklungsabweichungen bei den Zuchten mit im Spiel sein, ausgeschlossen ist. Dazu, auf die Möglichkeit eines solchen Einwandes überhaupt Rücksicht zu nehmen, war ich durch etliche aus Westfalen stammende Geburtshelferkröten gebracht worden, welche, wie ich jetzt aus meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla* S. 69 ff.) und aus dem Beginne der vorliegenden Arbeit, Temperaturversuch, erinnern möchte, sogleich nach ihrer Gefangennahme die sonst bei *Alytes* wahrzunehmende Brutpflege nicht ausgeübt hatten.

2. Nachkommen aus Eiern, die dem Brutpflegenden Männchen gewaltsam abgenommen und im Normalmedium (in mäßiger Feuchtigkeit, außer Wasser) gezeitigt wurden, aus Versuch Nr. 3 der Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*), S. 60 ff.

Es war nicht ausgeschlossen, daß solche Eier, welche sich zwar den embryonalen und postembryonalen Erscheinungen nach ganz normal verhielten, aber ohne Brutpflege sich entwickelten, eine Krötengeneration ergeben würden, welche sich hinsichtlich der Fortpflanzung abweichend verhalten, etwa keine Brutpflege ausüben würde. So geht ja auch von dem Städtchen Iglau in Mähren, woher die Großstadt Wien seit je einen großen Teil ihres Bedarfes an Ammen bezog, die Sage, daß die dort mittlerweile künstlich aufgezogenen Mädchen später unfähig seien, zu säugen, weshalb man Ammen aus Iglau gegenwärtig nicht mehr gebrauchen könne.

Nichts ähnliches aber zeigte sich an den eine Art von Ammentätigkeit ausübenden männlichen Geburtshelferkröten. Obwohl der in Rede stehende Versuch schon durch drei Generationen reicht, indem denjenigen Männchen, welche sich aus nicht gepflegten Eiern entwickelt und dann ebensolchen Weibchen die Eierschnüre abgenommen hatten, diese abermals zur Hälfte losgelöst wurden, beluden auch die aus den letzteren hervorgegangenen Männchen sich wieder mit Laichpaketen und trugen sie getreulich bis zum Leerwerden.

3. Nachkommen aus Eiern, die dem Brutpflegenden Männchen abgenommen und im Wasser gezeitigt wurden, aus den Versuchen Nr. 2 und 4 der Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*), S. 58 ff., bzw. 69 ff.

Zu der in der vorigen Zuchtkategorie anfänglich vorauszusetzen- den Vererbungsmöglichkeit gesellte sich hier noch eine zweite: es sind Abweichungen im Entwicklungsgange selbst vorhanden, welche hauptsächlich darin bestehen, daß die Larven infolge von Hüllenmaceration schon auf einem früheren Stadium, demjenigen mit äußeren Kiemen, das Ei verlassen, ferner daß alle aus Wassereiern hervorgegangene Geburtshelferkröten eine übernormale Größe erreichen.

Die in voriger Kategorie erwähnte erste Möglichkeit trat auch hier nicht ein: die riesigen *Alytes*-Männchen, welche aus derartigen Wassereiern hervorgingen, leisteten ihren noch riesigeren Weibchen Geburtshilfe und deren normal aussehenden Eiern Brutpflege. Auch dies ebensowohl in zweiter, als auch in dritter Generation der Versuchstiere.

Hingegen scheinen hinsichtlich der Vererbungsmöglichkeiten, welche der jetzt besprochenen Kategorie spezifisch sind, positive Daten vorzuliegen. Nur sind diese zu wenig deutlich, um auf allseitige Anerkennung rechnen zu dürfen. Die Larven nämlich, welche aus derartigen, vom wasserei-entsprossenen Riesenmännchen behüteten und normal behandelten Landeiern hervorgehen, sind entschieden kleiner als völlig normale Larven. Sind diese stets 16 bis 18 mm lang, so waren jene im Maximum 16, meist nur 15 mm lang. Da sie aber bereits innere Kiemen besitzen, unterscheiden sie sich, abgesehen von dem vielleicht zu wenig bedeutungsvollen Größenunterschied, nicht voneinander: beide stehen auf einem Entwicklungsstadium, welches äußerlich durch dieselben Merkmale charakterisiert ist. Die aus diesen Larven gewordenen Vollkröten wurden ausnahmslos recht groß, aber ebenso ausnahmslos blieben sie kleiner als ihre Erzeuger, so daß ihre Körpermaße sich zwar in den oberen Grenzen, aber doch noch innerhalb der Grenzen dessen bewegen, was an diesbezüglicher Variationsbreite in der systematischen Literatur bekannt geworden ist: DÜRIGEN gibt 4—5 cm als Größe geschlechtsreifer Tiere an, wobei die kleineren Tiere als Männchen, die größten als Weibchen zu verstehen sind. Die aus unsrer Zucht hervorgegangenen Männchen sind aber 47—48 mm, die Weibchen 49—50 mm lang.

**4. Nachkommen aus Eiern des dritten Hauptversuches
(»Feuchtigkeitsversuches«) vorliegender Arbeit.**

a) Nachkommen aus Eiern, die den Männchen infolge Wasseraufenthaltes von den Schenkeln herabgeglitten sind und zwar

α. Nachkommen aus derartigen Eiern, die als Wassereier weiterbehandelt werden.

(= Versuch Nr. 2 der Arbeit 1906 [*Alytes-Hyla*], S. 58 ff.). Diese Zucht geht über in die bereits beschriebene vorige (dritte) und liefert die nämlichen, wenig deutlich ausgesprochenen Ergebnisse wie diese. Von Unterdrückung der Brutpflege in den der Versuchsgeneration folgenden Generationen ist jedenfalls bis dato keine Rede.

β. Nachkommen aus derartigen Eiern, die als Landeier weiterbehandelt werden.

Diese Zucht geht über in die bereits beschriebene vorvorige (zweite) Kategorie und bleibt in bezug auf Vererbungserscheinungen gleich resultatlos wie diese.

b) Nachkommen aus Eiern, die den Männchen infolge zu großer Nässe des Aufenthaltes von den Schenkeln herabgeglitten sind, und

c) Nachkommen aus Eiern, die von den Männchen bei hochgradiger Trockenheit des Aufenthaltes bis zum Auschlüpfen um die Schenkel getragen wurden.

Auch diese beiden Gruppen von Zuchtversuchen haben aus unsrer fernerer Darstellung, ihrer Bedeutungslosigkeit für das Problem vorliegender Arbeit wegen, auszuseiden; die näheren Gründe hierfür mögen aus deren eingehender Beschreibung im vorigen Kapitel (III. »Unterdrückung der Brutpflege durch experimentelle Mittel«) entnommen werden.

Das ganze Schwergewicht der erzielten instinktiven und morphologischen Veränderungen und deren erblicher Übertragung konzentriert sich auf die folgende Kategorie:

**5. Nachkommen aus Eiern des ersten Hauptversuches
(»Temperaturversuches«) vorliegender Arbeit.**

a) Nachkommen aus Eiern, die von den Männchen infolge allzu raschen Eintrocknens der Gallerte auf dem Lande im Stiche gelassen wurden.

Aus erster Legeperiode der durch hohe Temperatur beeinflussten Eltern stammen Landeier, die keiner Brutpflege teilhaftig geworden

sind. Da dieser Fall, wie wir damals sahen, zu keiner Instinktvariation geführt hat, so ist es nicht weiter zu verwundern, wenn die Nachkommen sich in bezug auf ihre Fortpflanzung normal verhielten. Normales Verhalten ist auch hinsichtlich Entwicklung der von jenen abgelegten und gepflegten Eier zu melden; dies erscheint abermals begreiflich, da deren Erzeuger selbst sich aus Eiern völlig normal entwickelt hatten, die teils gleich nach Ablage in normale Bedingungen rückversetzt, teils in der hohen Temperatur auf dem mäßig feuchten Boden liegen geblieben waren und hier nur ein etwas schnelleres Tempo ihrer Embryogenese, aber keine morphologischen Veränderungen gezeigt hatten. Nicht so selbstverständlich ist es, daß auch die im Wasser weiterbehandelten derartigen Landeier, obschon sie Larven mit äußeren Kiemen entlassen und riesige Vollkröten geliefert hatten, sich anläßlich der Fortpflanzung der letzteren für die Vererbungsfrage als wertlos erwiesen. Der Grund hierfür liegt, wie wir in der folgenden Versuchsreihe (b) noch ausführlicher hören werden, in der entscheidenden, erblichen Potenz der Instinktvariation, welcher gegenüber der vom äußeren Entwicklungsmedium ausgeübte Einfluß zurücktritt: Larven aus Wassereiern schlüpfen immer mit äußeren Kiemen, solche aus Landeiern immer mit inneren Kiemen, erstere ergeben stets besonders große, letztere eher kleine Vollkröten, mag auch in voriger Generation das Reziproke der Fall gewesen sein. Diese Charaktere sind eben allzu labil, allzu leicht in jeder Generation wiederum aufs neue induzierbar.

Hingegen haben diejenigen der zuletzt erwähnten, in hoher Temperatur abgelegten Landeier, welche, der Brutpflege entzogen, nicht gleich nach ihrer Ablage in gemäßigte Temperaturen gebracht, sondern in der Wärme und außerdem unter Einhaltung möglicher Trockenheit weiterkultiviert wurden, einiges schöne Material zur Lösung des Vererbungsproblems beigetragen. Sofern die Weiterkultur der warm und möglichst wenig feucht gehaltenen Landeier im Lichte erfolgte, hatte ich gegenüber der Norm nur einen Größenunterschied erzielt: das ausschlüpfreife Ei war 6 mm lang und $4\frac{1}{2}$ mm breit (statt nur 5 mm lang und $3\frac{1}{2}$ mm breit) geworden; die frisch ausgeschlüpften Larven maßen 20—24, statt 16—18 mm. Dafür waren die fertig ausgebildeten Kröten mit 21— $21\frac{1}{2}$ mm knapp nach Metamorphose, 39—40 mm im arterwachsenen Zustande kleiner geblieben, als es normalerweise der Fall ist (23—25 mm für frisch verwandelte, 40—50 mm für erwachsene Individuen). In der nächsten, im Freien gehaltenen Generation traten ebenfalls nur quantitative, nach Milli-

metern und Bruchteilen von Millimetern meßbare Unterschiede auf, die infolgedessen wenig deutlich erscheinen, zumal sie sich mit der für Rückversetzung in normale Bedingungen obligaten Abschwächung einstellen. Die Eier, vom 8.—14. IX. 06 in normaler Größe abgelegt, erreichen vor dem Ausschlüpfen $5\frac{1}{2}$ mm Länge bei 4 mm Breite, die eben ausgekrochenen Larven sind 17— $19\frac{1}{2}$ mm, die frisch metamorphosierten Vollkröten 22 mm lang. Im April 1908 pflanzen sie sich zum ersten Male neuerdings fort, und zwar in ganz normaler Weise, ohne eine Spur der angegebenen quantitativen Abweichungen, und sind bis zur Gegenwart (Frühling 1909) 40—43 mm lang geworden.

Viel deutlicher ist die Vererbung bei Fortpflanzung derjenigen Geburtshelferkröten zu sehen, die aus nicht nur warm und möglichst trocken, sondern außerdem finster gehaltenen Landeiern ihren Ursprung nahmen. Solche Landeier waren ja vor dem Ausschlüpfen 11×9 mm groß geworden, ihre frisch entschlüpften Larven schon mit Hinterextremitäten versehen und 31 mm, ihre eben verwandelten Vollkröten nichtsdestoweniger nur 17—18, ihre arterwachsenen Kröten nur 28—32 mm lang. Diese Zwerge begingen vom 16.—20. IX. 06 ihr erstes Fortpflanzungsgeschäft. Da die Elterntiere in bezug auf ihren Brutpflegeinstinkt bei Erzeugung dieser Nachkommen noch nicht beeinflußt gewesen waren, sondern den Laich nur deshalb nicht aufgenommen hatten, weil sie durch zu rasches Austrocknen der Gallerte daran verhindert worden waren, wichen die zwerghaften Nachkommen (Fig. 13) von der Brutpflege nicht ab, sondern beluden sich (Fig. 14) mit den — auffallend wenigen (16—19)! — Eiern, die im Momente ihres Abgelegtwerdens 4 mm groß waren. Die Größe, welche sie vor dem Ausschlüpfen erreichten, war keine so bedeutende wie in voriger Generation: bei 7 mm Länge $5\frac{1}{2}$ mm Breite. Und die frisch geschlüpften Larven, welche 21 mm maßen, befanden sich zwar auf einer der Norm gegenüber immer noch vorgeschrittenen, den Eltern gegenüber jedoch niedrigeren Entwicklungsstufe: die Hinterbeine, welche bei den Eltern schon fertig ausdifferenziert waren, zeigten sich hier erst in Form von knospenartigen Anlagen, an denen man die einzelnen Abschnitte der Extremität nicht unterscheiden konnte (Fig. 11). Die Embryonalentwicklung dauerte etwas über 7 Wochen, ihre Postembryonalentwicklung gegen 10 Monate; ihre unmittelbar nach Metamorphose erlangte Gesamtkörperlänge betrug 20, dieselbe nach Erlangung der Geschlechtsreife 43—44 mm. Bei ihrer neuesten Laichperiode, vom 26.—29. März 1909, ließen die in normalen Be-

dingungen belassenen Tiere kaum noch Unterschiede gegenüber der Norm erkennen: ihre Eier waren weder bei der Ablage, noch im ausschlüpfreifen Zustande merkbar größer, als man es auch bei im Freien gefundenen Geburtshelferkröteneiern bisweilen antrifft, ihre Larven verließen die Eihülle nach 6 Wochen mit inneren Kiemen, aber nicht mit Hinterbeinen oder deren nach außen vortretenden Knospen versehen.

Einwandfreie Prüfung, ob ein erworbenes Merkmal auf die Nachkommen übertragen worden, ist nicht bloß durch Rückführung der Nachkommen in normale Bedingungen, sondern oft ebensogut dadurch möglich, daß man die abändernden Experimentalbedingungen auch auf die zweite Generation fortwirken läßt. Bei Rückführung in normale Bedingungen äußert sich die stattgefundene Vererbung durch Wiederauftreten des erworbenen Merkmals manchmal in gleicher, meist in mehr oder weniger abgeschwächter Form. Bei Weiterwirkung des transmutierenden Faktors kann sich die Vererbung durch Gleichbleiben des Merkmals äußern, dann ist sie aber als Vererbung für uns nicht erkennbar, denn der Faktor selbst könnte die in erster Generation hervorgebrachte Veränderung in zweiter Generation neuerdings hervorgebracht haben. Erkennbar ist aber die Mitwirkung der Vererbung als solche, wenn das erworbene Merkmal sofort in gesteigertem Grade wiederkehrt; denn nun hat sich zur neu bewirkten Abänderung eine zweite, gleichsinnige hinzuaddiert, die nur aus voriger Generation stammen kann. Bei der durch Wärme, Trockenheit und Dunkelheit im Ei zurückgehaltenen *Alytes* sind wir in der glücklichen Lage, eine derartige Steigerung wahrnehmen zu können. Von den, wie kurz zuvor berichtet, am 16.—20. IX. 06 abgelegten Eiern wurde nur die Hälfte den Männchen unter normalen äußeren Verhältnissen zum Tragen überlassen; die andre Hälfte wurde gleich der Vorfahrgeneration behandelt: den Männchen abgenommen, in hohe Temperatur (25—30 Grad C.) gebracht und hier unter bloßer Gewährung des unumgänglichsten Feuchtigkeitsminimums bei Lichtabschluß gezeitigt. So lagen die Eier 69—78 Tage, bis sie 11 mm Länge bei 10 mm Breite erreicht hatten: dann erst nagten und stemmten sich die darin enthaltenen Larven, soweit sie nicht inzwischen (was mit einem großen Teil geschah) zugrunde gegangen waren, ins Freie und kamen mit 31—32½ mm Länge und wohlausgebildeten Hinterbeinen zur Welt. In hoher Temperatur belassen, erreichen sie schon im September 1907 ihre Geschlechtsreife, was die Männchen durch Quaken andeuten; da sie jedoch zu diesem Zeitpunkt in nor-

male Verhältnisse rückversetzt werden, kommt es im Herbst 1907 noch zu keinen Copulationen. Erst vom 13.—20. April 1908 geschieht dies, und die Männchen beladen sich mit Eiern, die bedeutungsvollerweise an Zahl abermals geringer (Maximum 14, Minimum 10) und wegen Zunahme des Dotters schon bei Ablage entschieden größer geworden sind als das normale *Alytes*-Ei: dieses hat $3\frac{1}{2}$ —4 mm, jene hatten $4\frac{1}{3}$ — $4\frac{1}{2}$ mm im Durchmesser. Die Größe, die sie vor dem Ausschlüpfen erreichten, war keine so bedeutende wie in voriger Generation: bei 8 mm Länge $6\frac{1}{3}$ mm Breite. Trotzdem befanden sich die nach 61 Tagen frisch ausgeschlüpften Larven (Fig. 12), die 24 mm maßen, genau auf gleicher Entwicklungsstufe, wie sie die Elterntiere beim Ausschlüpfen eingenommen hatten: das Mißverhältnis zwischen ihren fertig ausdifferenzierten Hintergliedmaßen und dem wie im Wachstum zurückgebliebenen, feisten Rumpf erscheint deshalb hier noch eklatanter. Aus ihrer Embryogenese ist das abnorm lange Persistieren und die monströse Größe des Dottersackes hervorzuheben. Dadurch, daß somit die Larven bis zu gleich vorgeduckter Entwicklungsstufe im Ei verblieben wie in voriger Generation, glaube ich mich zur Annahme berechtigt, daß in der Größenabnahme des ausschlüpfreifen Eies diesmal keine Abschwächung des erworbenen Charakters, sondern zusammen mit der Größenzunahme (= Zunahme an Dotterreichtum) des frisch gelegten Eies eine Art von Kompensation, ein Anpassungsphänomen an die neu erworbene Art der Fortpflanzung zu sehen ist. Selbstverständlich mußten diese Eier von ihrem Vater viel länger getragen werden als sonst, denn es verstrichen fast 9 Wochen (gegenüber 66—70 Tagen in voriger Generation), bis die Larven die Hüllen durchnagten. Ein normales Tragen pflegt doch schon binnen 4 Wochen beendet zu sein, nur ausnahmsweise dauert es länger. Die Männchen nahmen diese Mehrleistung in selbstverständlicher Ergebnisheit auf sich: ein zu den hierfür vorgebrachten Tatsachen meiner Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*) hinzuzufügender Beweis mehr, daß das Männchen nicht von Intelligenz oder von einem eignen Instinkt geleitet wird, wenn es die Eier »rechtzeitig« ins Wasser bringt; sondern dies geschieht ganz zufällig bei einem seiner regelmäßigen, in der Regel allabendlichen Bäder. Da das Männchen keineswegs, wie viele Autoren angaben, bis zur Ausschlüpfreife der Larven verborgen lebt und erst dann ins Wasser geht, sondern die ganze Zeit seiner Pflögetätigkeit hindurch die sonstige Lebens- und Bewegungsweise beibehält, so hilft der lösende Einfluß des Wassers und der Schwimmbewegungen des Männchens die Larven gerade zu

dem Zeitpunkte befreien, wenn sie hierzu reif geworden. — Die Larven, von denen jetzt eben die Rede war, erreichten im neu metamorphosierten Zustande 18, bis heute (Frühling 1909) erst 27—28 mm Länge. Sie sind in dieser Zwergengestalt beinahe als erwachsen zu betrachten.

Etwas Nachkommenschaft besaß ich auch noch aus jenen Kulturen, wo die Zurückhaltung im Ei durch andre Mittel als durch Finster- und Trockenhaltung in hoher Temperatur bewirkt, nämlich wo die Embryonen durch mechanische Agentien am rechtzeitigen Ausschlüpfen verhindert worden waren: durch Umgeben der Eier mit einem bewegten Medium (Luftstrom) oder durch in Bewegung Versetzen der Eier selbst mittels Klinostatenrotation oder Centrifugierung. Wo nur das mechanische Agens allein angewendet wurde, waren die Folgen hiervon zu schwach, um eine Nachwirkung in der Tochtergeneration erwarten zu lassen; jene unterblieb denn auch. Und wo das mechanische Agens mit sämtlichen andern Faktoren zusammenkam, waren mir alle Larven infolge dieser zu starken Kombination zugrunde gegangen. Es blieben aber Larven übrig, die ebenfalls durch hohe Temperatur und Trockenheit einerseits, durch bewegtes Medium oder Selbstbewegung anderseits ein wenig im größer gewordenen Ei zurückgehalten worden waren, aber unter Weglassung des Lichtabschlusses, also bei hellem Tageslicht. Durch Vergleich von nur warm-trocken-hell kultivierten und von außerdem stark angeblasenen, rotierten oder zentrifugierten Eiern war eigentlich kaum zu ersehen gewesen, daß das Hinzutreten des mechanischen Agens eine Verlängerung der Embryogenese bedeute: in manchen Daten (vgl. Tabelle S. 472/3) spiegelt sich eher das Gegenteil wider. Die Nachkommengeneration jener beiden Versuchsreihen deutet aber an, daß das mechanische Agens dennoch nicht wirkungslos geblieben sei; an Kröten, welche aus den ohne jenes Agens behandelten Eiern hervorgingen, war bei ihrer Fortpflanzung und Entwicklung ihrer Eier nur eine Spur von Aberration zu beobachten; die ziemlich zahlreich gewonnenen Eier jedoch, welche von den während ihrer Embryogenese mit dem mechanischen Agens behandelten Tieren gelegt und »bebrütet« wurden, behielten durchwegs ihre Embryonen 5—6 Wochen lang in sich, und beim Ausschlüpfen übertrafen die letzteren mit ihren 20—23 mm stets die Länge normal geschlüpfter (16—18 mm langer) Larven. Das Ergebnis bringt mich auf den Gedanken, es möchte vielleicht bei der direkten, metamorphosenlosen Entwicklung von Froschlurchen wie *Hylodes martinicensis*, die ihre Eier auf schwanken

Pflanzensprossen (Amaryllideen, Bromeliaceen) absetzen, die Bewegung eine gewisse Rolle spielen oder ursprünglich gespielt haben, durch welche die dort angebrachten Eier bei jedem leisen Luftzug dem richtenden Einflusse der Schwerkraft entzogen werden; ebenso bei dem zumindest verspäteten Ausschlüpfen von Froschlurchen wie *Alytes* und *Hyla goeldii*, die ihre Eier mit sich umhertragen und dadurch in häufige Bewegung versetzen.

Bis zu geringerem Grade war die Zurtückhaltung der Keimlinge im Ei durch Dunkelheit und durch genannte mechanische Agentien auch bei Wassereiern (vgl. Tabelle S. 480/1) gelungen. Sollen die Larven aus diesen ausschlüpfen, wenn sie noch äußere, noch keine inneren Kiemen haben, so war durch die konträr wirkenden Faktoren sekundär wiederum ein im Ei Bleiben bis zum Stadium mit inneren Kiemen erfolgt. Obwohl die Besprechung der Wassereier erst Gegenstand des nächsten Abschnittes (b) ist, glaube ich das Resultat jener Wassereier, da es sich hier am besten anschließt und infolge seines negativen Ausfalles nicht weiter in Betracht kommt, doch vorausschicken zu müssen: es war nämlich von der verhältnismäßig schwachen, in erster Generation erzielten Retardierung keine diesbezügliche Nachwirkung in zweiter Generation zu konstatieren; aus Wassereiern schlüpften die Larven hier stets wieder nur mit äußeren, noch nicht mit inneren Kiemen versehen.

b) Nachkommen aus Eiern, die von den Männchen infolge allzu raschen Aufquellens der Gallerte im Wasser im Stiche gelassen wurden.

Hier haben wir die Nachkommen aus dem einzigen Versuche vor uns, der unter so vielen andern Versuchen das Erwerben einer immanenten Instinktvariation zustande gebracht hatte, und zwar im Sinne vollständigen Aufgebens der Brutpflege und Ablegens der Eier im Wasser, woselbst ihnen noch mit äußeren Kiemen versehene Larven entschlüpfen, die zu überdurchschnittsgrößen Vollkröten heranwachsen.

Die Prüfung, ob diese erworbenen Charaktere vererbungsfähig sind oder nicht, hatte zunächst ebenfalls wieder durch Rückversetzung der auf abweichende Art gezeugten und entwickelten Tiere in normale Bedingungen zu geschehen.

Als solche wollte ich nur die Zuchtbehälter des Gartens gelten lassen. Denn obschon bei *Alytes* in manchen Fällen auch Zimmeraufzucht gelang und diese Zuchten mit denen des Freilandes

übereinstimmende Resultate ergaben, schwebte mir doch das Beispiel jener gewissen westfälischen Geburtshelferkröten (1906 *Alytes-Hyla*, S. 69 ff.), welche sich ohne zielbewußte Anwendung von Experimentalfaktoren von der Brutpflege abgewendet hatten, als Warnung vor. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die mit Zimmerhaltung verbundene höhere Temperatur, namentlich wohl durch Wegfall des Winterschlafes, dieselbe Veränderung des Brutablaufes langsamer vollzieht, wie sie sich bei absichtlich stark erhöhter Temperatur so schnell einstellt. Im engen Gewahrsam gefangen gehaltene Geburtshelferkröten besitzen zweifellos eine gewisse Neigung zur Rückdifferenzierung ihres hochausgebildeten Zeugungsgeschäftes, analog wie hier die Erdsalamander eine Neigung an den Tag legen, ihre Jungen in immer zeitigeren Stadien zu gebären (1907 *I. u. II. Mitt.*, S. 14, 38). Durch geeignete, kühle Aufstellung der Versuche gelingt es zwar, wie wir ziemlich am Eingang berichtet haben, auch im Gebäudeinnern dauernd normal bleibende Zuchten anzulegen, aber um allen Einwänden von vornweg zu begegnen, beziehen sich die nachfolgenden Daten samt und sonders auf Exemplare der Freilandterrarien, die jedesmal erst knapp vor Beginn des Laichens zwecks genauerer Beobachtung ins Haus genommen und isoliert wurden. Doch fehlt es auch nicht an Beobachtungen an Ort und Stelle, in den Freilandterrarien selbst, welche Beobachtungen nur in bezug auf ziffernmäßige Kontrollierung hinter den isolierten zurückstehen, sonst aber in aller wünschenswerten Genauigkeit beweisen, daß die wahrgenommenen Erscheinungen nicht etwa mit der Übersiedlung der Versuchstiere zusammenhängen, sondern hier wie dort die gleichen sind. Die Zahl der eigentlichen, großen Freilandterrarien reichte für den Bedarf der *Alytes*-Zuchten bei weitem nicht aus, denn es sind ja im ganzen nur vier, von denen eines bereits durch die normale Stammzucht in Anspruch genommen war. Zu ihrer Ergänzung dienten verschiedene ausgemauerte Gruben und Zementtröge, welche sich im Garten unsrer Anstalt befinden, sowie einfache, wetterfeste Terrarienbehälter, welche bisher nur in den Zimmern Verwendung gefunden hatten, nun aber ebenfalls im Freien aufgestellt wurden.

Bei Wiedergabe der Daten einer Zucht, wo Männchen und Weibchen aus gleichartigem Versuche stammen, wurde es nicht für nötig befunden, die Nachkommenschaft auf ein bestimmtes Pärchen der Elterngeneration zu beziehen, auch wo dieses bekannt ist: es verhalten sich die Tiere aus ein und derselben Laichperiode ihrer Erzeuger bei einer und derselben Laichperiode, die sie selbst absolvieren, derart

gleich und ohne nennenswerte individuelle Abweichungen, daß der jedesmal in erfreulicher großer Menge gewonnene Laich und sein Entwicklungsgang nicht nach Elterntieren, sondern nur nach Laichperioden geordnet zu werden braucht.

Im Herbst 1906 waren die Nachkommen der allerersten Laichperiode, welche im 25—30 Grad-Raum vor sich gegangen war, geschlechtsreif geworden. Daß dies so rasch geschah, ist sicherlich auf den Einfluß der hohen Temperatur zurückzuführen, der wenigstens die Reifung der Genitalprodukte im Leibe der Eltern und die allerersten Anfänge der Embryonalentwicklung noch begleitet und stimuliert hatte; dann allerdings wurden die Eier, eine höchstens nach Stunden zählende Zeitspanne nach der Ablage, sofort in normale Temperaturen gebracht. Trotzdem erfolgte schon im Oktober (12. bis 20. X. 06) ihr erstes Ablaichen; allein ohne die geringste Abweichung in bezug auf den hierzu ausgewählten Ort und die dabei betätigten Instinktreaktionen. Es erscheint dies, zumal in Analogie mit den bisher aufgezählten negativen Resultaten, ohne weiteres verständlich, wenn wir uns erinnern, daß ja damals, in der Laichperiode (April 1905), der die jetzt laichenden Kröten ihre Entstehung verdankten, bei deren Erzeugern das Laichen ohne Brutpflege nur zwingende Folge physikalischer Hemmungen, aber nicht Instinktvariation geworden war. Bei den nachfolgenden Laichperioden dieser ältesten von den Geburtshelferkröten zweiter Generation verhielt es sich natürlich ebenso, desgleichen bei ihren im Herbst 1908 zum ersten Male zur Fortpflanzung gelangten Nachkommen, den Enkeln der beeinflussten Versuchsgeneration. Desgleichen auch bei denjenigen Exemplaren und ihren Nachkommen, welche aus drei Eierschnüren stammten, deren Muttertiere sich von den übrigen hier in Betracht kommenden dadurch unterschieden, daß sie 4 Tage lang, statt nur in 25—30 Grad, in 37—40 Grad C. gelebt hatten.

Gleich die im Frühjahr 1907 zur erstmaligen Laichabgabe gelangenden Nachkommen aus zweiter, durch Wärme beeinflusster Legeperiode derselben Elterntiere (7.—14. IX. 05) lieferten ein andres Ergebnis: vom 9.—16. April 1907 laichten sie zwar auf dem Lande, aber ohne sich um die Eierschnüre zu bekümmern. Dasselbe war bei den Nachkommen aus dritter beeinflusster Legeperiode der Elterntiere (18.—25. III. 06) der Fall, als sie vom 15.—21. IX. 07 zum ersten Male ablegten. Dennoch ergibt sich, zugunsten besseren Fixiertseins der erblich überkommenen Instinktänderung bei den letzteren, ein Unterschied zwischen beiden Partien: die erste hat schon

bei ihrer zweiten Legeperiode (23.—26. IX. 07) den neuen Modus wieder vergessen und übt regelrechte Brutpflege aus; die letztere behält ihn bei ihrer zweiten (19.—22. IV. 08) und zu einem großen Teile der Individuen bis zur dritten (20.—28. IX. 08) Legeperiode bei, um ihn erst bei der vierten (5.—11. IV. 09) gänzlich zu verlassen. Zahl, Beschaffenheit und Entwicklung der Eier ist bis hierher überall, sei es daß Brutpflege ausgeübt wurde oder nicht, von der Norm ununterscheidbar.

Nun folgen die Nachkommen aus denjenigen Legeperioden, in denen die Elterntiere schon die höchste Stufe der Instinktvaryation erklommen, eine Stufe, auf der die Eltern selbst, in normalen Bedingungen rückversetzt, den neuen Modus nicht so leicht fallen ließen. Alle diese Nachkommen laichen zunächst im Wasser: die Zementbassins der Freilandterrarien, die Glas- und irdenen Schalen der Zimmerterrarien, wohin die Tiere aus den Freilandterrarien zum Teil übertragen wurden, füllen sich mit Eiern, denen keine Pflege zuteil wird, mit Eiern wesentlich andrer Quantität und Qualität (Fig. 18), als unbeeinflusste Geburtshelferkröten sie produzieren.

Verfolgen wir die Resultate im Detail. Vom 29. VIII. zum 5. IX. 06 hatte diejenige Legeperiode der Eltern stattgefunden, welche erstmalig jenen vollkommenen Variationsgrad für sich beanspruchen durfte; vom 31. III. zum 3. IV. 08 fand die erste Legeperiode der Nachkommen statt, welche aus jener elterlichen Legeperiode vor $1\frac{1}{2}$ Jahren hervorgegangen waren. Die Zahl der Eier in einer und derselben Schnur steht mit 70—89 entschieden hoch über dem Durchschnitt der Norm (18—86); ihre Größe ($2\frac{1}{2}$ —3 mm Durchmesser) steht tief unter dem Durchschnitt der Norm ($3\frac{1}{2}$ —4 mm). Alle Eier werden ins Wasser abgelegt, und etwa 90% entwickeln sich; vom Rest darf in Analogie mit andern wasserlegenden Froschlurchen angenommen werden, daß ihn die befruchtenden Spermatozoen nicht erreicht haben, — schädigende Wirkung des fremden Mediums selbst erscheint bereits ausgeschlossen. Die Larven (wie Fig. 21—21 b) schlüpfen am 14. IV. 08 mit äußeren Kiemen, die sofort nach Auschlüpfen noch lang und zart sind, aber schon in den nächstfolgenden Stunden stark resorbiert werden; Verkürzung auf andre Weise, etwa durch Abbrechen der Spitzen, findet nicht statt. Sie vollenden ihre postembryonale Entwicklung im August desselben Jahres, und die frischverwandelten Vollkröten (wie Fig. 24), welche nachmals noch ein sehr bedeutendes, beim Abschluß vorliegender Arbeit noch nicht zum Stillstand gekommenes Wachstum zeigen, charakterisieren sich

durch eine für dieses Stadium ungewöhnliche Größe (27—30 statt normaler 23—25 mm Totallänge). Von diesen Phänomenen seien nur diejenigen des Ablaichens sowie die Merkmale des Laiches auf Konto der Vererbung geschrieben; die Entwicklungsphänomene sind ja nicht anders beschaffen als jene, welche schon bei erstmaliger Beeinflussung mit im Wasser liegenden Eiern vor sich gehen, und sind durch erneuten Wasseraufenthalt jedesmal wieder neu induzierbar.

Auch in der zuletzt besprochenen Partie fortpflanzungsfähig gewordener Nachkommen ist das allmähliche Zurücksinken des erworbenen und vererbten Charakters unverkennbar, obschon sein Auftreten in der Erstlingslaichperiode der Nachkommengeneration trotz Rückversetzung in normale Bedingungen kaum ein abgeschwächtes war. Die nächste Legeperiode (17.—20. IX. 08) bringt aber ein Laichen ohne Brutpflege auf dem Lande, die vorläufig letztbeobachtete Periode (24. IV. 09) ein ebensolches Ablaichen, wobei Größe und Zahl der Eier ihren normalen Durchschnitt wiedererlangt haben.

Derartiges Abklingen wurde bisher, in immerhin schon zwei Laichperioden, noch nicht konstatiert bei den Nachkommen aus elterlicher Legeperiode vom 10.—21. III. 07. Diese laichen zum ersten Male vom 12. zum 21. IX. 08, zum zweiten Male vom 23. zum 24. IV. 09, beide Male unter vollkommener Einhaltung der ihren Erzeugern aufgezwungenen Fortpflanzungsveränderung. Daß auch die von jenen durchgemachten Entwicklungsveränderungen wiederum eintrafen, ist beim Abschlusse vorliegender Publikation bezüglich der Periode des Frühjahrs 1909 erst an frühen Larvenstadien festgestellt.

Die Legeperiode der Elterngeneration, welche vom 27. VIII. bis 2. IX. 07 stattfand, ist die letzte, aus welcher die Nachkommenschaft sich bis zur Niederschrift der gegenwärtigen Abhandlung schon fortpflanzte: es geschieht vom 25.—29. April 1909 mit allen Merkmalen aufgegebenener Brutpflege und denen der nicht brutpflegenden Froschlurche gleichgewordener Verhältnisse.

Die bis jetzt dargestellten positiven Ergebnisse beziehen sich alle auf Nachkommen solcher von der Elterngeneration abgelegter Eier, die am Ort ihrer Ablage (im Wasser) belassen worden waren. Die Ergebnisse der nach Ablage auf feuchten Boden gebrachten, also zu Landeiern gemachten Wassereier, brauchen hiernach nur mit wenigen Worten abgetan zu werden. Ich besitze nur wenige Nachkommen aus diesem nicht oft wiederholten Sondersversuch: maßgebend an ihrem Laichverhalten ist hier ebenfalls lediglich der Ausbildungs-

grad der Instinktvariation, den die Eltern erlangt hatten, als sie den betreffenden Laich absetzten, nicht dessen weitere Behandlung. War jene Variation schon eine hochgradige gewesen, so legen die Nachkommen ihre Eier ins Wasser ab, auch wenn sie selbst aus Eiern gekommen waren, die nicht in demselben Medium verblieben waren, wo die Elterntiere sie deponiert hatten. Entscheidend für das Laichbenehmen der zweiten und die Entwicklungsweise der dritten Generation ist also nur die Frage nach dem Laichbenehmen der ersten Generation, nicht auch oder nur in untergeordnetem Range die Frage nach deren Entwicklungsweise: denn diese wird jeweils vom äußeren Medium frisch induziert, jenes vererbt sich aber zunächst unabhängig davon.

Alle bisher gemeldeten Zuchterfolge mit Nachkommen aus Eiern, die von den Männchen infolge allzu raschen Quellens der Gallerte im Stiche gelassen wurden, sind unter Rückversetzung des frisch gelegten Eies in normale Bedingungen gewonnen. Es bleiben uns Zuchtergebnisse der genannten Kategorie zu besprechen, in denen jene Rückversetzung nicht vorgenommen, sondern auch die zweite und eventuell weitere Generationen in den Versuchsbedingungen, welche hier überall hohe Temperatur (25—30 Grad C.) darstellen, belassen wurde. Die hierzu verwendete zweite Generation stammt aus der Laichperiode, welche die Elterntiere vom 18. bis 25. III. 06 absolviert hatten. Die aus dieser Legeperiode stammende männliche Nachkommenschaft, welche in normale Bedingungen rückversetzt worden war, und die sich nach $1\frac{1}{2}$ Jahren, im Herbst 1907, fortgepflanzt hatte, war zwar noch nicht Brutpflegend gewesen, aber die Eier waren auf dem Lande statt im Wasser liegen gelassen worden. Ganz anders verhielt sich der andre Teil der Nachkommen aus ebenderselben elterlichen Legeperiode, welcher Teil in hoher Temperatur verblieb; schon in einem Jahre waren hier die Tiere geschlechtsreif: die erste Laichperiode ging vom 29. III.—4. IV. 07 vonstatten und lieferte ins Wasser abgelegte Eierschnüre, jede mit 98—106 Eiern und jedes Ei nur mit $2\frac{1}{4}$ mm Durchmesser. Der Habitus der Eier (Fig. 22) ist ein anderer als in den bisher gewonnenen Wassereiern von *Alytes* (Fig. 18 u. 18a); dies rührt daher, daß die Gallerthülle bedeutend dicker geworden ist, und zwar ist der Substanzgewinn der eigentlichen gallertigen Eiumhüllung, der Kugelschale also, welche die Eier umgibt, offenbar wenigstens zum Teil auf Kosten der jetzt verkürzten Verbindungsschnüre zwischen den einzelnen Eiern erfolgt. Ob daneben auch die Ab-

sonderung der Gallerte durch die Oviducte eine stärkere geworden, mag diesmal noch unentschieden bleiben. Liegen sonst die Eier durch beträchtliche Zwischenräume getrennt, so reiht sich jetzt Ei an Ei. Die Messungen an frischgelegten Eiern ergeben folgende Dimensionen in Millimetern:

	Eidurch- messer	Dicke der Gallerthülle	Länge der Ver- bindungsschnur
1. Generation, Landeier	$3\frac{1}{2}$ —4	$\frac{1}{2}$ —1	7—9
1. Generation, Wassereier	$2\frac{1}{2}$ —3	1—2	7—8
2. Generation, Wassereier	$2\frac{1}{4}$	3	0—2

Nach Eintrocknen der Hülle bei den Land-, Aufquellen (Fig. 22) bei den Wassereiern stellen sich die Dimensionen wie folgt (die Größe des Eies, welches inzwischen gastruliert hat, kann hier vernachlässigt werden):

	Dicke der Gallerthülle	Länge der Verbindungsschnur
1. Generation, Landeier	nahezu 0	7—9
1. Generation, Wassereier	2—3	5—6
2. Generation, Wassereier	4	0—1

Die Verdickung der Gallerthülle gelangte in gleichem Maßstabe auch noch gelegentlich der Laichperiode der zweiten Generation im September 1907 und im April 1908, im September 1908 und im April 1909 zur Erscheinung. Die aus der Laichperiode vom März bis April 1907 stammenden Eier, die sich selbstverständlich nach Art und im schnellen Tempo der Wassereier entwickelten, lieferten eine schon anfangs Mai 1908 zur Fortpflanzung gelangende, abermals im warmen Raum belassene dritte Generation, deren mit dicker Gallerte versehene Eier nur mehr 2 mm im Durchmesser aufwiesen und dafür in Mengen von 110—117 per Schnur auftraten.

Die Larven verlassen das Ei nach der für Wassereier geltenden Regel auf dem Stadium mit äußeren Kiemen und sind $11\frac{1}{2}$ bis $12\frac{1}{2}$ mm lang; während sich aber bei den Larven aus Landeiern, welche dieses Stadium noch im Ei verbringen, sowie bei allen bisher betrachteten Larven aus Wassereiern, welche dieses Stadium schon frei verbrachten, nur auf dem ersten Kiemenbogen eine (im Ei durch besondere Länge, Zartheit und reiche Verästelung ausgezeichnete) Kieme entwickelt (Fig. 20 u. 21), bildeten sich bei den jetzigen Larven vierter Generation (Fig. 23 u. 23a) an allen drei freien Kiemenbogen äußere Kiemen (Fig. 23b), welche sogleich, ohne daß erst im Wasser ein Adaptionsprozeß einsetzen mußte, viel derber

und kürzer, pigmentreicher und blutärmer waren und nicht so viele Verzweigungen (Kiemenfäden) hatten als die normale *Alytes*-Kieme. Die ursprünglich so lange Kieme des vordersten Kiemenbogens aber ist nunmehr die kürzeste geworden, die neu hinzugekommenen Kiemen des zweiten und dritten Kiemenbogens übertreffen sie an Länge. Damit ist das gewöhnliche Verhältnis der drei Amphibienkiemen hergestellt. Abermals in der hohen Temperatur belassen, entwickeln sich aus diesen Larven die Vollkröten, welche abermals schon ein Jahr darauf (April 1909) zur Laichtätigkeit schreiten und soeben damit beschäftigt sind, eine fünfte Wärmegeneration in die Welt zu setzen, deren Larven drei Kiemenbäumchen tragen, was ja, insoweit keine Rückversetzung in normale Bedingungen stattfand, eigentlich selbstverständlich ist. Doch hatte ich einen Teil der Eier in normaler Temperatur als Landeier behandelt, in einem weiteren Teile ebenda durch Umherwirbelnlassen in dem durch einen Luftstrom bewegten Wasser die Embryonen über die Ausschlüpfzeit derer in gewöhnlichen Wassereiern zurückgehalten; trotzdem entwickelten sich auch in diesen beiden Sonderkulturen Embryonen mit drei Kiemen, welche sich aber sekundär bereits wieder der embryonalen Atmung anzupassen, in erster Linie zu verlängern angingen. Das Maximum der sekundären Verlängerung zeigt aber nicht etwa, wie es beim primären *Alytes*-Embryo der Fall, die Kieme des ersten, sondern die des dritten Kiemenbogens.

Gleichzeitig mit den Veränderungen der Kiemen gehen solche der gesamten Körperform, namentlich dem Dickenverhältnis zwischen Rumpf und Schwanz, der Breite des Schwanzflossensaumes und der Pigmentierung, vor sich. Vergleicht man auf Taf. XVI die zum ersten Male mit äußeren Kiemen dem Ei entschlüpften Larven, was damals durch Übertragung eines ursprünglich ganz normalen Landeies ins Wasser bewirkt wurde (Fig. 20), mit einer solchen Larve, die immer noch von der ersten, der Elterngeneration der Versuchstiere abstammt, nachdem letzteren das freiwillige Ablegen der Eier im Wasser bereits habituell geworden (Fig. 21) und endlich diese beiden Larvenformen mit der uns zuletzt beschäftigenden Larve aus vierter und fünfter Wärmegeneration (Fig. 23), so ergibt sich eine successive Zunahme des dunklen Farbstoffes in der ganzen Haut, eine ebenso vorschreitende Verbreiterung des Schwanzflossensaumes, eine Verwischung der ursprünglich so scharfen Abgrenzung zwischen Rumpf- und Schwanzregion — letzteres eine Folge des schwindenden Dotters — und eine Reduction der Gesamtkörpergröße. Die Larven

sind zuletzt etwa einer auf gleichem Stadium befindlichen *Rana*-Art recht ähnlich geworden.

Es zeigt sich aber an den geschlechtsreifen Männchen vierter Generation eine weitere morphologische Variation: wie mehrfach erwähnt, entbehrt *Alytes* deutlicher sekundärer Geschlechtscharaktere und Brunftabzeichen (Fig. 25 u. 25a). FATIO (zit. nach v. BEDRIAGA, S. 350) gibt zwar an, daß das Männchen mitunter eine schwache Schwielenbildung an der Hand besitze; an meinem nach vielen hundert zählenden Materiale von *Alytes* der ersten, noch aus dem Freileben, und zwar aus den verschiedensten Fundgegenden stammenden Generation ist nirgends auch nur eine Spur davon zu bemerken, und auch in der Literatur wird sonst immer nur die Abwesenheit jedweder derartigen Bildung erwähnt. Man wird deshalb gewiß annehmen dürfen, daß das Vorkommen von Brunftschwielen bei *Alytes* in der Natur ein seltener Ausnahmefall sei. In meiner Zucht aber der in vierter Generation von der Wärme beeinflussten Geburtshelferkröten waren die brünftig gewordenen Männchen (Fig. 26 u. 26a) alle mit schwarzgrau verfärbten Schwielen an der Oberseite des Daumens und am Daumenballen versehen und ebenso zeigt sich an ihnen eine Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur, derzufolge die ganze Gliedmaße eine etwas andre Stellung erhält: sie wird mehr nach einwärts gekrümmt getragen, die Handflächen werden näher der Medianlinie dem Boden aufgestemmt. Dadurch aufmerksam geworden, untersuchte ich brünftige Männchen auch der vorigen und vorvorigen Generation, fand bei letzterer noch gar nichts, bei jener aber in der Tat an den nämlichen Stellen der Hand die Haut rauher als in der Umgebung, wie aufgerieben, aber nicht verfärbt, sondern gleichfarbig mit der Umgebung.

Die Brunftschwielen der männlichen Anuren werden bekanntlich nicht als sexuelle Reizmittel gedeutet, sondern sie dienen ihrem Träger dazu, das Weibchen besser festhalten zu können. Demselben Zwecke dient natürlich auch die hypertrophierte Muskulatur des Armes. Wer je die Unterschiede gesehen hat, welche die Haut eines Lurches aufweist, je nachdem er sich, wenn auch nur kurz, auf dem Lande oder im Wasser befindet, wird nicht daran zweifeln, daß die Rauigkeiten an denjenigen Stellen, wo die Extremität am innigsten mit dem Körper des Weibchens in Berührung kommt, sehr notwendig sind, um das Anklammern im Wasser zu ermöglichen und daß hierzu auch ein beträchtlicher Aufwand von Muskelkraft gehört; denn jede noch so warzige Amphibienhaut ist im Wasser

innen wenigen Stunden infolge der Schleimabsonderung ganz glatt geworden; hingegen konnten sich die Schwielen und Muskeln bei der normalerweise auf dem Lande copulierenden *Alytes* rückbilden, weil hier die Haut so rauh bleibt, daß ein weiterer Behelf gar nicht vonnöten ist. Wenn wir daher sehen, daß die Brunftschwiele, die den landcopulierenden Geburtshelferkröten verloren gegangen, bei wassercopulierenden Tieren in dritter Generation wieder auftritt und in vierter Generation nebst der Muskelhypertrophie gesteigert zum Vorschein kommt, so erhält die erwähnte Tatsache die Bedeutung der Vererbung einer funktionellen Anpassung.

**6. Nachkommen von Larven des zweiten Hauptversuches
(»Neotenieversuches«) vorliegender Arbeit, einschließl. der durch
künstliche Besamung gewonnenen Larven.**

Im vorigen Kapitel wurde das Nähere geschildert, wie ich bei einer aus Appenzell stammenden weiblichen *Alytes*-Larve durch experimentelle Mittel totale Neotenie hervorgerufen hatte (Fig. 28), und wie ich am 19. IX. 06 von diesem Tiere durch künstliches Abstreichen 18 Eier gewonnen und mit Sperma einer aus Südfrankreich stammenden männlichen Vollkröte befruchtet hatte. Die Eier wurden als Wassereier weiterbehandelt, und nur zwei gingen zugrunde. Die übrigen entließen am 1. X. 06 die Larven, deren äußere Kiemen bis 19. X. persistierten. Dieser Zeitraum ist ein ungewöhnlich langer, denn das Maximum des bisher (auch nur bei neotenischen Larven) beobachteten Andauerns äußerer Kiemen betrug 10 Tage. Man darf daher wohl eine neotenische Erscheinung darin erblicken und sagen, daß die Neotenie sich diesmal schon in früherem Stadium als in der Elterngeneration deutlich manifestiert. Dabei wurde aber die bis dahin 15–16 mm lang gewordene Larve unter Bedingungen gehalten, welche eher einer raschen Entwicklung als einer Entwicklungshemmung förderlich sein mußten: in gemäßigter Temperatur (17 Grad C.), bei vollem Tageslicht — sogar kurze Zeit täglich von direkter Sonne beschienen — und guter Fütterung mit Fadenalgen und weichgeklopften rohen Muskelfasern, in einem nur $32 \times 25 \times 18$ cm großen Aquarium bei 12 cm hohem, also seichtem Wasserstand. *Alytes*-Larven aus der Kontrollzucht, die in daneben aufgestellten, gleichen Aquarien gehalten wurden, verwandelten sich zur regelrechten Zeit oder sogar schon etwas vorher. Bei den uns interessierenden Larven aber kommen die Hinterbeine am 20. III. 1907 erst in Gestalt knospenförmiger Anlagen zum Vorschein (die

Tiere besitzen in dieser Zeit 42—44 mm Totallänge) und sind erst nach weiteren zwei Monaten fertig differenziert (58—61 mm Totallänge, 13—14 mm Hinterbeinlänge). In diesem Stadium, demjenigen mit ziemlich großen Hintergliedmaßen, aber ohne Vorderbeine, befinden sich die Larven, von denen acht inzwischen zugrunde gegangen sind, noch gegenwärtig (Fig. 29), während ich diese Zeilen schreibe, im Frühjahr 1909. Eine schwache Vorwölbung der die Kiemenhöhle überdeckenden Haut deutet an, daß die darunter verborgenen Vorderextremitäten nach außen drängen. Die Gesamtkörperlänge hat nun 82—88 mm erreicht. Normale Geburtshelferkröten müßten zu dieser Zeit, innerhalb von $2\frac{1}{2}$ Jahren seit der Geburt, längst geschlechtsreif sein; an den neotenischen Larven ist äußerlich weder in morphologischer noch physiologischer Hinsicht etwas zu sehen. Die Sektion solcher Larven ergibt Vorhandensein wohlausgebildeter Ovarien (Fig. 32) bzw. Hoden (Fig. 30), die aber, nach ihrer Kleinheit zu schließen, den Zustand ihrer Funktionsfähigkeit (Fig. 33 u. 31) noch nicht erlangt haben dürften.

Außer von jener einzigen total neotenischen Larve, deren mit einem Normaltier gezeugte Nachkommenschaft abermals neotenisch geworden war, ist eine weitere Generation auch von Tieren vorhanden, welche partiell neotenisch geworden waren und sich erst nach der Verwandlung fortgepflanzt hatten. Es befinden sich darunter sowohl Tiere, die mit Hilfe des Herausoperierens aus dem Ei zu neotenischen geworden waren, als auch solche, die es durch Dunkelheit, niedrige Temperatur, große Quantität und Ruhe des Wassers, Mast nach vorausgegangener knapper Ernährung wurden. Dafür war es hier möglich, die neotenisch gewesenen Tiere untereinander zu paaren, ohne Hinzuziehung eines wahrscheinlich ohne Neotenie zur Metamorphose gelangten Exemplares. An Erzeugung jener Nachkommen ist auch das in meiner Arbeit 1906 als stärkst neotenisches beschriebene Exemplar, ebenfalls ein Weibchen (Fig. 27), beteiligt, welches 4 Jahre und 2 Monate als Kaulquappe gelebt hatte. Von den übrigen Exemplaren der Elterngeneration ist keines weniger als $2\frac{1}{4}$ Jahre Larve gewesen. Trotzdem zeigt sich in der Nachkommenschaft kein einziger Fall von Metamorphosenverzögerung, weder wenn die Eier auf dem Lande, noch wenn sie im Wasser gezeitigt wurden. In diesem Falle geht die Metamorphose, wie gewöhnlich bei Larven aus Wassereiern, nach etwa 3—4, in jenem Falle, wie normal, nach 14—15 Monaten vonstatten.

Die durch künstliche Besamung aufgezeugene Generation

(Parallelkultur zum Neotenieversuch) hatte schon selbst keine neotenischen Exemplare geliefert; es erübrigt sich, zu sagen, daß es auch bei deren Nachkommen nicht der Fall war.

7. Nachkommen der »Landlarven«.

Es ist in dieser letzten, heute zur Besprechung gelangenden Versuchsreihe zu unterscheiden zwischen der Nachkommenschaft solcher außer Wasser gehaltener *Alytes*-Larven, die zur richtigen Zeit aus normalen Landeiern hervorgingen, und solcher, die in nicht gepflegten Landeiern bis zu abnorm vorgerücktem Stadium zurückgehalten wurden.

a) Nachkommen der Landlarven aus normalen Landeiern, aus Versuch Nr. 6 der Arbeit 1906 (*Alytes-Hyla*), S. 88 ff.

Die Prüfung, ob einige oder alle von den zum Teil sehr auffallenden morphologischen und physiologischen Charakteren, durch welche die Landlarven ausgezeichnet sind, sich vererben, geschah zunächst wieder durch Versetzung in normale Bedingungen. Diese waren hier offenbar nur in der Art herzustellen, daß diejenigen Larven, welche aus Eiern hervorgingen, die von den die Eltern-generation darstellenden Landlarven nach deren Metamorphose zu Vollkröten gelegt worden waren, nunmehr ihrem ursprünglichen Aufenthaltsmedium, dem Wasser, überlassen wurden. Dies geschah denn auch in einer Weise, die sich durch das normal verlaufende Fortpflanzungsgeschäft jener ehemals Landlarven gewesenen Vollkröten von selbst ergab. Die meisten Experimente, *Alytes*-Larven außer Wasser, in feucht erhaltenen Erdmulden aufzuziehen, waren im Sommer und Herbst 1903 unternommen worden. Dementsprechend erreichten die daraus geretteten, spärlichen und infolge des langen Trockenlebens verzweigten Vollkröten im Herbst 1905 ihre Geschlechtsreife, welche die Männchen durch häufiges Schreien und Begattungsversuche zur Kenntnis brachten. Aber erst vom 24.—30. IV. 1906 wurden Eierschnüre abgelegt, welche normales Aussehen besaßen und von den Männchen bis zur Schlüpfreife um die Schenkel getragen wurden. Die Larven entkamen gelegentlich von den Männchen genommener Bäder zwischen 18. und 21. Mai ins Wasserbecken.

Während ihrer Entwicklung erwies es sich, daß die meisten Merkmale der Landlarven nicht mehr zum Vorschein kamen. Hinsichtlich des bei letzteren schmälern Schwanzsaumes braucht man dies nicht erst hervorzuheben, weil schon der Flossensaum der

Elterngeneration, so schmal er zuerst geworden war, sich wieder ausgiebig verbreiterte, wenn die Larven nach Ablauf der von ihnen ertragenen Maximaldauer des Trockenlebens ins Wasser gekommen waren. Auch die Muskelpartie des Schwanzes, die bei Landlarven dicker war, ließ hier die seitlich zusammengedrückte Ruderform wieder in gewöhnlicher Weise zum Ausdruck kommen. Das Integument ist von normaler Dicke und Beschaffenheit; die Hautdrüsen, deren Entwicklung und Funktion einen Charakter darstellt, der je nach Wasser- oder Landaufenthalt sehr labil ist — wir haben dies schon in vorliegender Arbeit bei Besprechung der funktionellen Bedeutung der Brunftschwielen zu würdigen gelernt —, entwickeln sich bei den larvalen Nachkommen der Landlarven nicht zeitiger und funktionieren nicht stärker als bei andern Wasserlarven von *Alytes*.

Was die Lungen anbelangt, so war aber eine Abweichung von der Norm, welche im Sinne der Vererbung einer funktionellen Anpassung gedeutet werden muß, vorhanden. Die Lungen legen sich bei Landlarven abnorm früh an, wachsen außerordentlich rasch und nehmen die wabige Architektur (Fig. 36) an, wie sie sonst erst die Lungen der Vollkröten auszeichnet (Fig. 37). Beobachtete man das Aquarium, in welchem die Nachkommen der Landlarven schwammen, und ein benachbartes Aquarium, welches normale *Alytes*-Larven beherbergte, so fiel es binnen wenigen Minuten auf, daß erstere viel häufiger zur Oberfläche empor kamen und hier ähnlich wie Karpfen, die in sauerstoffarmem Wasser leben müssen, unter glucksendem Geräusch nach Luft schnappten. Gelegentlich tun dies ja auch die andern Kaulquappen, aber lange nicht so oft. Ich schloß aus dieser Erscheinung zunächst nur auf schlechte Wasserbeschaffenheit; aber Wassererneuerung änderte daran fast gar nichts, auch Durchleitung eines Luftstromes hatte nur dann einen abschwächenden Effekt auf das Atemholen, wenn die Quappen sich direkt in den Bereich der emporsteigenden Luftblasen begaben, also die Luft selbst, vor ihrer Auflösung im Wasser verbrauchen konnten. Das Präparieren ergab, daß trotz Wasserlebens die Lunge der Landlarven-Nachkommen schon relativ groß ist und nicht den glattwandigen, einfachen Schlauch (Fig. 34) darstellt, wie bei andern Kaulquappen, sondern daß deren Wandung bereits in ähnlicher Ausdehnung zahlreiche Bläschen ausgestülpt hatte, wie bei Landlarven (Fig. 36) und sonst bei Vollkröten (Fig. 37).

Die Umkehr des normalen Zeitverhältnisses zwischen Durch-

brechen der Vorderbeine und Abwurf der Hornkiefer war hier zwar wieder aufgehoben, aber nicht bis zu dem Grade, daß jenes, wie es Regel, merkbar früher an die Reihe kam, sondern daß beide Phänomene gleichzeitig oder fast gleichzeitig eintrafen.

Die Gesamtdauer der postembryonalen Entwicklung, welche bei den Landlarven auf etwa 8 Wochen reduziert war, während sie sonst bei aus Landeiern gekrochenen Larven etwa 15 Monate zu dauern pflegt, war auch hier, bei den Nachkommen der so schnell metamorphosierten Landlarven, eine verhältnismäßig kurze, nahm aber immerhin 9—10 Monate in Anspruch, was bei normalen Larven bisweilen auch vorkommt (wenngleich im Kontrollversuch nie vorkam), so daß die Vererbung hier jedenfalls nicht so klar abgegrenzt zum Ausdruck gelangt, wie in den übrigen Fällen, wo wir sie noch zu konstatieren vermochten.

Die Landlarven hatten abnorm kleine Vollkröten ergeben, so zwar, daß sie diesbezüglich unter den Minimalgrenzen der für *Alytes* bekannten Variationsweite zurückblieben. Die aus den Landlarven-Nachkommen gewordenen Vollkröten waren auch recht klein, bewegten sich aber mit ihren 41—43 mm innerhalb der normalen Variationsgrenzen.

Schließlich war noch zu untersuchen, ob nicht die Fähigkeit der Landlarven-Nachkommen, auf dem Lande auszuhalten, größer geworden sei als bei der Elterngeneration. Zu diesem Ende mußte die Rückversetzung ins Normalmedium, das Wasser, natürlich unterbleiben, und die Larven wurden teils sofort nach Verlassen des Eies, teils noch auf späteren Stadien, nach geraumer Zeit des Wasserlebens, in feuchte Erdmulden gesetzt und mit feuchtem, verkehrt gelegten (mit den Sproßpolen nach unten gerichteten) Moospolster zugedeckt, also ebenso behandelt, wie ihre jeweiligen Erzeuger. Da diese, wenn sofort nach Ausschlüpfen außer Wasser behalten, im Maximum 29 Tage, wenn erst auf dem zweibeinigen Stadium aus dem Wasser genommen, äußerstenfalls 14 Tage in der Luft zu leben vermochten, deren Nachkommen aber dies unter gleichen Umständen bis zu 34 bzw. 20 Tagen aushielten, so ist die Frage nach Steigerung der Fähigkeit zu bejahen. Sie bildet überdies eine Stütze für die Ansicht, welche ich 1906 (S. 94) auf Grund von Vergleichsexperimenten an den Larven andrer mitteleuropäischer Froschlurche ausgesprochen hatte: die Fähigkeit des Laiches und der Larven, eine gewisse Zeit auf dem Trockenen zu verbringen, sei eine funktionelle Anpassung an zeitweises Austrocknen der Laichgewässer.

b) Nachkommen der Landlarven aus Landeiern, in denen die Embryonen bis zu vorgeschrittenen Stadien zurückgehalten waren,

aus Versuch Nr. 1a vorliegender Arbeit.

Für den 16.—20. IX. 06 war die Erstlingslaichperiode der zwerghaften *Alytes* gemeldet, welche bis zum Stadium mit zwei fertig differenzierten Beinen im Ei verblieben waren, und es hatte sich herausgestellt, daß die von ihnen produzierten Eier abermals die Embryonen lange in sich behielten, nämlich bis zu dem Stadium, wo die Differenzierung der zwei zuerst zum Vorschein kommenden Gliedmaßen bereits begonnen hatte. Fast in dieselbe Zeit, vom 18.—21. IX. 06, fällt auch die Erstlingsfortpflanzung derjenigen Zwerg-*Alytes*, welche nach ihrem sehr verspäteten Ausschlüpfen aus dem Ei noch immer nicht ihrem zuständigen Element, dem Wasser, übergeben worden waren, sondern sich weitere 16 Tage hindurch auf nur angefeuchtetem Boden weiterentwickelt hatten.

Bei Prüfung der Vererbungsfähigkeit dieser Tiere in bezug auf die während ihres Landlarvenlebens erworbenen morphologisch-physiologischen Eigentümlichkeiten konnte die »Rückversetzung in normale Bedingungen« nicht in der Weise vonstatten gehen, daß gleich die von ihnen gelegten Eier wieder ganz normal waren. Denn wir haben ja schon erfahren, daß die Eier von solchen *Alytes* abermals zu beträchtlicher Größe heranwachsen und den Embryo lange in sich behalten. Das geschah auch hier: bis zum Ausschlüpfen der nur in einer Anzahl von 16—18 vorhandenen, 4 mm großen Eier dauerte es 50—54 Tage, und die frisch ausgekrochenen Larven waren schon 20—21 mm lang und mit Hinterbeinstummeln versehen. Nun aber kam ein Teil sofort ins Wasser, ein anderer Teil wiederum auf feuchte Lehmerde mit Moosdecke über dem enge zusammenwimmelnden Quappenhaufen.

Bei denen im Wasser wiederholten sich die Erscheinungen des eben vorhin besprochenen Zuchtversuches, 7a: die sämtlichen Anpassungserscheinungen an das Landleben waren verschwunden, mit Ausnahme zweier: Verkürzung der postembryonalen Entwicklungszeit, welche aber schon durch das lange Verharren im Ei begünstigt war, auf 2—3 Monate (statt etwa 15 Monate bei normalen, 12—18 Tage bei der entsprechenden vorigen Generation und 5 Monate bei den nicht als Landlarven behandelten, verspätet dem Ei entschlüpften Larven); ferner einer verfrühten Ausbildung des wabigen, aus vielen Bläschen

Abermalige Versetzung der Larven auf das Land (nur sofort nach dem verspäteten Ausschlüpfen, — die andre Versuchsvariation, Versetzen ans Land auf späteren Stadien, fällt hier weg) ergab mächtige Steigerung der Lebensfähigkeit in diesem unzukömmlichen Medium, verbunden mit Steigerung aller hier in Betracht kommenden Anpassungsmerkmale. Die Steigerung der Lebensfähigkeit äußert sich weniger in einer Verlängerung des äußersten Termines, bei welchem die fortwährend sehr große Sterblichkeit unter den Landlarven so groß wird, daß der Rest wegen sonstiger Gefahr gänzlichen Aussterbens ins Wasser kommen muß, sondern vielmehr darin, daß jene Sterblichkeit überhaupt schon vom Anbeginn des Larvenlebens auf dem Lande bei weitem nicht jene Dimensionen annahm, wie in voriger Generation. Waren dort gegen $\frac{3}{4}$ aller Larven zugrunde gegangen, so widerfuhr dies jetzt nur etwa einem Viertel. Und dieser Prozentsatz bezieht sich nur auf die Epoche der aller letzten Tage des Trockenaufenthaltes, nach deren Ablauf die übrigen ins Wasser gegeben werden mußten. Die ganze Periode des Landlebens vom Auskriechen aus dem Ei bis zur Übertragung ins Wasser beläuft sich auf 19 Tage, die nachherige Postembryonalentwicklung bis zur Metamorphose dauerte dann nur noch 14—16 Tage (gegen 12—18 Tage der vorigen Generation). Wenn die Steigerung der erworbenen und vererbten Lebensfähigkeit außer Wasser nebst ihren Begleiterscheinungen, namentlich der beschleunigten Metamorphose, keine größere ist, so liegt dies eben daran, daß hier die extremsten Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Tiere gestellt werden, Ansprüche, welche sie im vollen, vom Experimentator gewünschten Umfange wohl erst nach Durchzüchtung noch einiger Generationen erfüllen könnten. Ich zweifle aber heute nicht mehr daran, daß es im Bereiche des Möglichen liegt, *Alytes* eine Entwicklung, unabhängig vom Wasseraufenthalt und ohne Metamorphose, aufzuzwingen.

Der Haupteinwand, welcher, unter anderm in einem ausgezeichneten Referat von PLATE über meine vorige Vererbungsarbeit (1907,

I. und II. Mitteilung) gegen die Deutung meiner Ergebnisse im Sinne einer Vererbung somatogener Merkmale erhoben wurde, ist der, daß die von mir hervorgerufenen Charaktere keine neuen, sondern eine Reaktivierung alter, im Keimplasma latenter Charaktere darstellen. Der zuerst von WEISMANN für die FISCHERSchen Vererbungsergebnisse mit Färbungen des Schmetterlingsflügels angedeutete Einwand, es handle sich um Atavismus, macht sich überhaupt, wie SEMON (1907) richtig vorausgesehen hat, immer mehr und mehr als ein stets nahe zur Hand befindliches Mittel geltend, die Nachweismöglichkeit der somatogenen Vererbung in einer kaum angängigen Weise einzuschränken. Denn Atavismus läßt sich schließlich, wenn man sich auf einen extremen Standpunkt stellen will, fast nirgends mit absoluter Sicherheit ausschließen, um so weniger, als es tatsächlich dem Experiment viel leichter gelingt, ein Einlenken in die Entwicklungsbahn der Ahnen als ein solches in neue Bahnen zu bewirken.

In meiner *I. und II. Mitteilung* (1907) über Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen lag der Atavismus nur in der einen Zuchtreihe, derjenigen mit *Salamandra atra*, offen zutage, wo der höher differenzierte Fortpflanzungsmodus des Vollmolchgebärens in den niedriger differenzierten des Larvengebärens rückgeführt wurde. Um auch bei der zweiten, umgekehrt verlaufenden Zuchtreihe, derjenigen mit *S. maculosa*, Atavismus annehmen und also das erzwungene Vollmolchgebären dem hier normalen Larvengebären gegenüber als alten Charakter hinstellen zu können, muß man schon, wie PLATE es tut, das Verhalten von *S. maculosa* an Grenzfundorten ihrer vertikalen Verbreitung heranziehen, wo manchmal Übergänge zur normalen Zeugungsart von *S. atra*, d. h. Absetzen nur weniger Larven auf vorgeschrittenen Stadien, sich ereignen; man muß demnach die Annahme machen, das Gebären vorgeschrittener Stadien sei von der Salamanderbevölkerung jener sporadischen Höhenfundorte auf alle übrigen Salamander des Gesamtverbreitungsgebietes übertragen worden, — eine Annahme, die sich denn doch kaum dürfte vertreten lassen. Ich habe deshalb in einem kritischen *Autoreferate* (1908) an der Ansicht festgehalten, daß das Vollmolchgebären der *S. maculosa* eine dieser Art neu aufgeprägte Eigenschaft sei, und den Rückschlag nur für das Larvengebären der *S. atra* zugegeben.

In heute vorliegender *III. Mitteilung* möchte ich drei Ergebnisse ausdrücklich als solche registrieren, welche den Einwand, es handle sich um Atavismus, nicht zulassen: erstens die erbliche Unterdrückung eines Stückes Larvenperiode und damit vollbrachte

Annäherung an direkte, metamorphosenlose Entwicklung, welche sich dadurch ergibt, daß noch einige Stadien mehr ins Ei verlegt werden, als es bei *Alytes* ohnedem schon der Fall ist; der im Vergleich zu andern Froschlurchen höher differenzierte Zeugungsakt ist dadurch noch spezialisierter und demjenigen ähnlich geworden, wie ihn nur ganz wenige Lurche, die wir kennen, besitzen. Indem *Alytes* zu deren Ausnahmstellung emporgeführt wird, muß das damit verbundene Merkmal als neu erworben, darf nimmermehr als Rückschlag gelten. Zweitens aus demselben Grunde, die erbliche Steigerung der Lebensfähigkeit von *Alytes*-Larven auf dem Lande, nebst den damit verbundenen Merkmalen. Drittens die erbliche Neotenie, diese aus Gründen, welche weiter unten noch genauer dargelegt werden sollen.

Auf die übrigen, in meiner heutigen Arbeit publizierten Ergebnisse mag der Haupteinwand, es handle sich um Atavismus — wofür darin überhaupt ein Einwand gegen die Vererbung somatogener Eigenschaften erblickt werden kann —, passen. Wir haben vor allem, gleichwie bei *S. atra*, Entdifferenzierung eines komplizierten Zeugungsablaufes vor uns: wenn die auf dem Lande copulierende und laichende, sodann im männlichen Geschlecht Brutpflegende Geburtshelferkröte die primitiven Laichgewohnheiten anderer Froschlurche annimmt, Begattung und Eiablage im Wasser vollzieht und den Laich dort liegen läßt, so ist damit offenbar ein Zustand wieder erreicht, von welchem die Art dereinst, die gewohnten Wege der übrigen Arten verlassend, ausgegangen ist. Die atavistische Natur dieses durch experimentelle Mittel erzeugten, in nächsten Generationen zur Vererbung gelangenden Merkmales zugegeben, möchte ich nur abermals darauf hinweisen, daß seiner Verwendbarkeit zugunsten des Vererbungsproblems dadurch kein Abbruch getan wird, möchte auf die Worte SEMONS (1907, S. 26) hindeuten: »Wird das Keimplasma durch Leitungsreize verändert oder nicht? Das ist die Frage. Die Beschaffenheit der Veränderung aber, mag sie sich nun in dem Auftreten einer neuen oder im Wiedererscheinen einer alten, latent gewordenen Disposition manifestieren, ist für die prinzipielle Entscheidung dieses physiologischen Problems selbstverständlich ohne jede Bedeutung. Wenn also nachgewiesen wird, daß die Disposition zum Abweichen vom gewöhnlichen Entwicklungsgang und zum Einlenken in die Bahn der Urvorfäter durch äußere Einflüsse erworben werden kann, ferner daß sich diese so erworbene Disposition auf dem Leitungswege auf die Nachkommen überträgt und bei ihnen auch bei Fernbleiben jener äußeren Einflüsse manifest wird,

so ist damit gleichzeitig die Vererbung einer somatogenen Eigenschaft einwandfrei bewiesen.«

SEMON (1907) gebraucht diese Worte, um hauptsächlich einen der ältest bekannten, direkten Beweisfall somatogener Vererbung zu verteidigen: den Fall v. CHAUVINS mit dem mexikanischen *Axolotl*, *Amblystoma* (S. 385). Von den Querschnitten *Amblystoma mexicanum* und *tigrinum* gibt es eine geschlechtsreife Land- und eine geschlechtsreife (neotenische) Larven- oder Wasserform. Um Jungtiere der letzteren zur Metamorphose in die erstere zu veranlassen, waren strenge Zwangsmaßnahmen notwendig; hingegen verwandelten sich die von den erzwungenen Landformen abstammenden Larven ohne Zwang unter Verhältnissen, unter denen eine solche Umwandlung sonst nie erfolgt wäre. SEMON hält diesen, von ihm wiederholt (1907, S. 24, 25; 1908 S. 173 ff.) erörterten Fall für einen der beweisendsten, weil der Zuchtwahleinwand und der Einwand direkter Mitbeeinflussung der Keimzellen ausgeschlossen sei. Letzterer Ansicht SEMONS bin ich (1907, I. u. II. Mitt., S. 44) sogar entgegengetreten, da ich direkte, physikalische, nicht physiologische Weiterwirkung des im CHAUVINSchen wie in meinen *Salamandra*-Fällen in Betracht kommenden Faktors »Feuchtigkeit« auf osmotischem Wege durch die Haut und die darunter liegenden Gewebe sowie auf dem Wege durch Cloake und Eileiter für möglich hielt. SEMON (1908, S. 175, 176) erwiderte hierauf, daß osmotisch kein einschneidender Unterschied für die ohnehin stets von Lymphe umspülten Keimdrüsen daraus resultieren könne, ob ihr Träger auf dem Lande oder im Wasser lebe. Der Oviduct aber sei unter normalen Verhältnissen, d. h. beim gesunden Tiere, hermetisch und flüssigkeitsdicht gegen die Außenwelt abgeschlossen. Die allenfalls ein klein wenig vermehrte Gewebefeuchtigkeit der Keimdrüsen könne nicht dafür verantwortlich sein, daß die bei den Eltern hervorgerufenen Instinkte und Funktionsänderungen bei der Nachkommenschaft repetiert werden. In meinem *Autoreferate* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Entwicklungslehre 1908) habe ich mich mit diesen Argumenten einverstanden erklärt und halte demgemäß jetzt selbst eine direkte Mitbeeinflussung der Keimzellen bei CHAUVINS *Amblystomen* und meinen *Salamandern* für unwahrscheinlich.

HATSCHEK hat mich einmal (mündlich) dazu angeregt, den CHAUVINSchen Versuch, Hervorbringung der Landform und Prüfung der Vererbung mit neotenischen *Amblystomen* in größerem Maßstabe zu wiederholen; SEMON regte mich an, im Anschlusse

darin Reziprokes, Hervorbringung von Neotenie und Prüfung der Vererbung, an unsern heimischen Wassermolchen oder Tritonen zu unternehmen. Ich glaube diesen Anregungen vorerst am besten durch Vorlegung eines vererbten Neoteniefalles nicht an einem Schwanzlurch, sondern einem Froschlurch nachzukommen. Denn bei den meisten Schwanzlurchspecies ist Neotenie auch im Freien nicht allzu selten und bei keinem Fundort schlechterdings auszuschließen. Die Neotenie ist hier auch ein sehr labiler Charakter, der, in einer Generation hervorgerufen, in der nächsten ohne Fortwirkung des hervorrufenden Faktors nur zu leicht wieder schwindet. Mindestens wären also mehrere Generationen zur Erziehung einwandfreien, deutlichen Beweismaterials erforderlich. Bringt das häufige Vorkommen der Neotenie im Freileben den Einwand nahe, es handle sich um Keimesvariationen, die der somatischen Variation korrespondieren (SCHNEIDER), erschwert ferner das Fluktuieren des Neoteniecharakters den Nachweis der Vererbung, so ist überdies bei den Urodelen der Einwand, »es handle sich um Atavismus«, welcher immerhin vielen Forschern maßgebend ist und demgemäß berücksichtigt werden muß, unabweisbar. Selbst bei einem Schwanzlurch, der im Freien, soweit bekannt, niemals vollständige Neotenie manifestiert, ist der Einwand nicht ganz hinfällig, aber bei einem derartigen Schwanzlurch, wie z. B. *Salamandra*, ist es anderseits auch im Gefangenleben noch nie gelungen, totale Neotenie hervorzubringen.

Hingegen mußten alle Bedenken fallen, wenn es gelungen war, einen Froschlurch die Larvenform bis über die Geschlechtsreife hinaus beibehalten zu lassen. Niemand wird doch im Ernste behaupten, die geschlechtsreife, von caenogenetischen Merkmalen strotzende Larve von *Alytes* sei atavistisch. Kein Froschlurch hat doch wohl in seiner Stammesentwicklung ein Stadium durchlaufen, welches nur annähernd so aussieht, wie das auf Taf. XVII Fig. 28 abgebildete. In der wenn auch abgeschwächten, so doch deutlichen Vererbung derartiger Neotenie ist daher ein Fall von somatogener Vererbung erzielt, der die ganze, von SEMON für den CHAUVINschen Fall verfochtene Beweiskraft enthält und dabei noch den dort unwiderlegt gebliebenen Einwand des Atavismus nicht zuläßt.

Allein ein zweiter Haupteinwand, vielleicht besser ausgedrückt, nur ein Verdacht, direkter Mitbeeinflussung der Keimzellen nämlich, hat sich hier, in anderer Form als bisher, wiederum eingestellt. In derjenigen teils theoretischen, teils nur aus nebensächlichen Tatsachen, die mit dem Versuchsablaufe selbst nichts

zu tun haben, erschlossenen Form, in welcher ich die Möglichkeit direkter Keimveränderung bei *Amblystoma* und *Salamandra* offen gelassen hatte, ist sie durch SEMON (1908) in überzeugender Weise widerlegt worden. Im heutigen Falle aber sind doch die Resultate folgendermaßen beschaffen: zahlreiche, durch welchen Faktor immer an der rechtzeitigen Metamorphose gehinderte *Alytes*-Larven zeugen nach ihrer verspäteten Verwandlung in die Vollkröte untereinander eine Nachkommenschaft, die niemals auch nur eine Spur abnorm langer Postembryonalentwicklung aufweist; eine einzige *Alytes*-Larve hingegen, welche nicht partiell, sondern total neotenisch war, d. h. sich nicht schon vor, sondern erst nach Erlangung der Geschlechtsreife verwandelte, diese *Alytes*-Larve zeugt vor ihrer verspäteten Verwandlung mit einem nicht neotenischen Tiere eine Nachkommenschaft, die samt und sonders zu Riesenlarven ohne rechtzeitigen Verwandlungstrieb heranwächst.

Man könnte dieses Ergebnis einfach so deuten, daß eben schon bei dem Exemplare selbst, dessen Nachkommen neotenisch wurden, die Neotenie viel stärker ausgesprochen war als bei den andern, welche nicht neotenische Nachkommen hatten; deshalb habe sich die Neotenie im ersteren Falle vererbt, im letzteren nicht.

Die Erklärung könnte aber auch tiefer liegen und im Prinzip einen Parallellfall zu gewissen Ergebnissen von TOWER an Blattkäfern des Genus *Leptinotarsa* abgeben. *Leptinotarsa* ist für Entscheidung der Frage, ob bei Vererbung erworbener Eigenschaften direkte Übertragung oder indirekte Reizleitung auf das Keimplasma stattfindet, insofern ein äußerst günstiges Material, als die Geschlechtsprodukte bei jener Käfergattung erst reif werden, wenn der Ausfärbungsprozeß der Imago bereits ganz durchgeführt erscheint. TOWERS Ergebnisse gewähren daher folgendes Bild: er ließ Temperatur-, Feuchtigkeits- und atmosphärische Druckextreme auf seine Versuchstiere einwirken und erhielt an noch nicht fertig ausgefärbten Käfern Aberrationen, an schon ausgefärbten keine Aberrationen. Wurden die aberrierten unter normalen Bedingungen weitergezogen, so war die nächste Generation nicht abermals aberrant, sondern typisch; wurden die nicht aberrierten weitergezogen, so zeigt die nächste Generation dieselben Aberrationen, wie sie bei direkter Beeinflussung noch unausgefärbter Tiere erzielt worden waren. Die Geschlechtszellen können also transmutierende Einflüsse nur während ihrer Reifeperiode aufnehmen; vor der Reifeperiode können jene Einflüsse zwar von den somatischen Zellen aufgenommen werden, diese werden und bleiben verändert, —

sind aber nicht imstande, später, bei eingetretener Reife des Keimplasmas, die Veränderungen auf letzteres zu übertragen. Umgekehrt vermögen zu jener Zeit die somatischen Zellen selbst keine transmutierenden Einflüsse mehr aufzunehmen, konnten also wieder nicht als Vermittler zwischen Außenwelt und Keimplasma fungieren; trotzdem zeigt es sich in Form der transmutierten Nachkommengeneration deutlich beeinflußt. Somit muß das Keimplasma vom transmutierenden Außeneinfluß direkt, unabhängig vom Soma verändert worden sein.

Identisch mit TOWERS Ergebnissen ist in meiner Zucht neotenischer *Alytes*-Larven nur derjenige Fall, wo partiell neotenische Tiere, welche sich erst nach ihrer Metamorphose fortpflanzen, die Neotenie nicht vererben. Sie selbst zeigen erhebliche Aberrationen, aber lediglich zu einer Zeit, wo die Geschlechtsorgane noch nicht funktionieren konnten.

Da derartige Larven als solche das Alter von Tieren, die sich bereits fortpflanzen, zum Teil beträchtlich überschritten, so bedeutet jener Umstand zwar eine (bei Neotenie öfter wahrzunehmende) auffallende Verzögerung in Entwicklung der Genitaldrüsen; und man könnte daran zweifeln, ob die Geschlechtsreife nicht trotz unterbliebener Fortpflanzung der Larven bereits eingetreten war, wenn nicht der Sektionsbefund ebenfalls dagegen spräche (Fig. 30—33).

Nicht mehr identisch, aber vermutlich doch homolog mit TOWERS Ergebnissen ist mein anderer, vereinzelt gebliebener Fall, wo ein total neotenisches Tier, welches sich schon vor seiner Metamorphose fortpflanzte, die Neotenie vererbte; diejenigen Faktoren, welche Neotenie hervorrufen, wirkten eben hier noch während der Reifeperiode des Keimplasmas. Hierin ist der Fall denjenigen von TOWER gleich, er unterscheidet sich aber von ihnen dadurch, daß das Elterntier nicht, wie bei TOWER, unverändert blieb und dadurch die somatische Übertragung auszuschließen gestattete, sondern daß es selbst stark aberrativ war. Deshalb bleibt in meinem Falle die Möglichkeit offen, daß das aberrante Soma einen Leitungsreiz auf das Keimplasma ausgeübt habe, wozu das Soma von *Leptinotarsa*, da selbst nicht aberrant, natürlich nicht befähigt war. In dieser Auffassung würden wir nur die eine Schlußfolgerung als zweifellos berechtigt hinstellen dürfen, daß unreifes Keimplasma bei *Leptinotarsa* und neotenischen *Alytes* nicht beeinflußt werden kann, weder auf direkt physikalischem, noch auf indirekt physiologischem Wege. Beeinflußt werden kann nur reifes Keimplasma, bei *Leptinotarsa*

sicher auf direktem Wege, während dies bei *Alytes* vorerst unentschieden bleibt.

Es sind aber in den *Alytes*-Zuchten noch andre Ergebnisse enthalten, die Parallelfälle zu denen TOWERS darstellen. Die Geschlechtsreife von *Alytes* tritt bei normaler Temperatur um die Vollendung des zweiten Lebensjahres ein. In hoher Temperatur aufgezogene *Alytes* werden aber schon in der Hälfte dieser Zeit geschlechtstätig und vererben den rascheren Eintritt der Pubertät in abgeschwächtem Grade auf ihre Nachkommen, welche, sogleich in Normaltemperatur rückversetzt, binnen $1\frac{1}{2}$ Jahr geschlechtstüchtig werden. Nun können aber Zuchttiere, mit welchen ein Wärmeversuch neu eingeleitet wird und die aus normaler Stammkultur herühren, in Richtung schnelleren Eintrittes der Geschlechtsreife nicht mehr selbst beeinflußt werden, diese Epoche ihres Lebens ist ja längst vorüber. Die einzigen Reaktionen bei ihnen — abgesehen von der Instinktveränderung, welche im Aufgeben der Brutpflege besteht — sind die, daß sie ihre zwei Laichperioden im Jahre treu einhalten, während sie im Freileben wegen ungünstiger Witterung am Abhalten der zweiten oft verhindert werden, und daß sich diese Laichperioden im Sinne etwas verfrühten Eintrittes derselben langsam rückläufig verschieben. Bringt man nun die Eier, welche die warm gehaltenen Geburtshelferkröten ablegen, sofort nach deren Ablage in gemäßigte Temperatur, so werden die aus ihnen hervorgehenden Kröten dennoch schon mit $1\frac{1}{2}$ statt mit 2 Jahren geschlechtsreif, ganz ebenso wie die Nachkommen der vom Ei an in der Hitze verbliebenen, hier binnen 1 Jahr geschlechtsreif gewordenen *Alytes*. Es muß demnach bei den unbeeinflußten, weil als alte, längst geschlechtsreife Tiere in die Versuchsbedingungen versetzten Kröten der Einfluß hoher Temperatur auf die reifen Ei- und Samenzellen genügt haben, um in dem durch ihre Vereinigung befruchteten Keim die Tendenz zu rascherer Entfaltung seiner späteren Keimzellen wachzurufen.

Die Vererbungsfähigkeit der erworbenen Eigenschaft datiert also bei TOWERS Leptinotarsen, bei neotenischen und bei solchen *Alytes*, die zu rasch geschlechtsreif werden, erst von demjenigen Augenblicke an, als die verändernden Faktoren sich auf reife Keimprodukte geltend machen konnten. Und dies spricht weiter dafür, daß hier die Übertragung der erworbenen Eigenschaft direkt auf den Germinalteil stattgefunden und — wenigstens in soeben aufgeführten Fällen — der Vermittlung des Personalteiles weder bedurft hat noch sich bei

Leptinotarsa und den zu rasch geschlechtsreif werdenden *Alytes* seiner hätte bedienen können. Auch in den meisten übrigen, bisher ermittelten Experimentalbeispielen von Vererbung erworbener Eigenschaften fällt das empfindliche Stadium in der Reifungsperiode der Genitalprodukte mit der Wirkungsperiode des verändernden äußeren Faktors zusammen. Es trifft zu in allen Vererbungen erzwungener Fortpflanzungsanpassungen bei *Salamandra*, Instinktvariationen bei *Alytes*, Neotenie bei *Alytes* und *Amblystoma*, Verwandlung in die Landform bei *Amblystoma*, endlich bei den von STANDFUSS und FISCHER nachgewiesenen Vererbungen von Farbvariationen bei Schmetterlingen (wo die Puppe beeinflusst wurde), sowie den von TOWER nachgewiesenen Variationen verschiedener Beschaffenheit bei Käfern.

Nicht so gewiß können wir das Hand in Handgehen von äußerer Einwirkung und Reifung der Geschlechtsprodukte in folgenden Beispielen konstatieren: in den von PICTET nachgewiesenen vererblichen Instinkt-, Größen- und Farbvariationen bei Schmetterlingen (wo die Raupe beeinflusst wurde), den von SCHRÖDER ermittelten erblichen Instinktvariationen bei *Phratora vitellinae* und *Gracilaria stigmatella*, endlich dem von mir beobachteten erblichen Verbleiben der Embryonen im Ei bis über das normalerweise zum Ausschlüpfen reife Stadium hinweg bei *Alytes obstetricans*. Hier wirkt der transmutierende Faktor überall auf Larvenstadien ein, also in einer Entwicklungsperiode, wo die Genitalorgane zwar schon angelegt und zum Teil, wie bei den Insektenlarven, sogar schon ziemlich entwickelt, sicherlich aber von ihrer Reife noch weit entfernt sind. Entweder ist der Unterschied zwischen den zuerst und den jetzt aufgezählten Fällen nur ein scheinbarer, indem wir hier nur das kritische Stadium der Ei- und Samenreifung, auf welchem die Geschlechtszellen für die direkte Beeinflussung von außen empfänglich sind, und welches sehr wohl in verschiedenen Fällen ungleich sein kann, nicht kennen, oder es sind eben von Fall zu Fall beide Wege der Reizübertragung möglich, dort der direkte und hier der indirekte: nur der letztere nämlich in Fällen erblicher Beeinflussung vor Reifung der Geschlechtsstoffe.

Die meisten bisher ermittelten Beweise für Vererbung erworbener Eigenschaften sind Fälle direkter Anpassung, also solcher, wo der betreffende äußere Faktor die vererbbaaren Veränderungen unmittelbar auf physikalisch-chemischem Wege erzeugt hat. Ich möchte jetzt aber noch auf einige Fälle aus meinen Ergebnissen ganz be-

sonders hindeuten, wo es sich um Vererbung funktioneller Anpassung handelt, mithin solcher, wo der äußere Faktor die erblichen Veränderungen mittelbar über funktionelle Reflexe hinweg hervorgerufen hat. Diese Veränderungen erscheinen durch direkte Beeinflussung des Keimplasmas — ohne Vermittlung des Somas in Gestalt der Nervenleitung oder inneren Secretion oder beider — kaum erklär- und vorstellbar. Schon in meiner vorigen Vererbungsarbeit (1907, *I. u. II. Mitt.*) waren einige derartige Ergebnisse vorhanden, über die ich aber dort hinsichtlich ihrer theoretischen Bedeutung nicht weiter diskutiert hatte: insbesondere waren die adaptiven Veränderungen an Kiemen und Schwanzflossensaum der Salamanderlarven, je nachdem diese im Uterus verblieben oder ins freie Wasser gelangten, als Vererbung von Funktionsänderungen und Funktionssteigerungen aufzufassen. Aus meiner heutigen Arbeit ist hierher zu rechnen: das Wiederauftreten männlicher Begattungsschwielen und hypertrophierter Armmuskeln bei den im Wasser copulierenden *Alytes* in dritter, deren Verstärkung in vierter Generation; die histologische Veränderung, Verkürzung der Kiemen und deren Vermehrung von jederseits einer auf jederseits drei; die mit Ausdehnung des Wasserlebens gesteigerte Ausbildung des Schwanzflossensaumes; bei den Kaulquappen die Steigerung der Fähigkeit, auf dem Lande zu leben nebst morphologisch-physiologischen Begleiterscheinungen dieses Aufenthaltwechsels; endlich die veränderte Verteilung der Gallerthülle und ihre Dickenzunahme um das Wasserei. Freilich sind diese funktionellen Anpassungen (mit Ausnahme der vorletzten) wiederum atavistischer Natur; und freilich wird ihnen (wiederum mit Ausnahme der vorletzten) der Anstoß gegeben von solchen Veränderungen, die durch direkte Beeinflussung des Keimplasmas entstehen könnten. Allein in ihrer weiteren Entwicklung sind sie ganz unabhängig von den letzteren; und da sie bloß bestimmte Teile des Körpers betreffen, von denen aus das Keimplasma nicht anders als auf dem Reizleitungswege erreicht werden kann, so dürfte hiermit auch der Einwand des Atavismus entfallen, selbst wenn die betreffende Funktionsänderung tatsächlich atavistischen Charakter besitzt.

In meiner vorigen Vererbungsarbeit (1907, *I. u. II. Mitt.*) hatte ich vor der Frage: »Wie kommen die vererbbaaren Eigenschaften zum Keimplasma, durch physikalische oder physiologische Leitung?« halt machen müssen. Ich tat es in der Erwägung, daß deren Beantwortung für diejenige einer andern Frage: »Wie kommen neue Arten zustande?« verhältnismäßig nur noch unter-

geordnete Bedeutung besitze, nachdem einmal nachgewiesen war, daß artbildende Eigenschaften aus der Außenwelt stammen und sich, gleichviel auf welchem Wege, vererben können.

In meiner heutigen Arbeit versuchte ich die Fälle zu sondern in jene, wo der rein physikalische Weg als möglich gelten muß, und in solche, wo nur der physiologische wahrscheinlich bleibt. Oft habe ich dabei gewissermaßen als Anwalt derjenigen Forscher gesprochen, welche immer nur den ersten Weg gelten lassen wollen; obschon mich die Erscheinungen der belebten Natur und ebenso die der künstlich abgeänderten Bedingungen zur gegenteiligen Überzeugung hindrängen. Ich hoffe aber dadurch die bisher vorhandenen positiven Ergebnisse, welche noch den einen oder andern Einwand offen lassen, noch die eine oder andre Unklarheit enthalten, schärfer abzugrenzen gegenüber denen, welche uns der endgültigen Beantwortung jener vielumstrittenen Frage um einen nicht rückgängig zu machenden Schritt näher bringen.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

In den folgenden Punkten der Zusammenfassung wird jedesmal unter a der Zustand in der Elterngeneration, unter b der entsprechende in späteren Generationen der Versuchstiere bezeichnet. Mit Ausnahme von Punkt 7, wo es ausdrücklich anders angegeben, sind die Vererbungsergebnisse als durch Zuchttiere gleicher Versuchsbedingungen gewonnen zu verstehen.)

1a. *Alytes obstetricans* begattet sich auf dem Lande und legt im Freien ebenda 18—86 große dotterreiche Eier ab; während der Copulation zieht das Männchen die Eierketten mittels seiner Hinterbeine dem Weibchen aus der Cloake und wickelt sie gleichzeitig um seine Schenkel, wo sie in Form eines Knäuels so lange haften bleiben, bis die Embryonen (in der Regel nach 4—5 Wochen) zum Ausschlüpfen bereit sind. Zu ihrem Festhaften trägt die Beschaffenheit der Gallert-hülle bei, welche gleich nach Ablage sehr klebrig ist, später eingeht und dadurch die Fessel eng zusammenzieht. Das Brutpflegende Männchen weicht in der Zeit, während welcher es die Eier trägt, nicht von seiner gewohnten Lebenstätigkeit ab, sucht u. a. häufig das Wasser auf, und anlässlich eines oder mehrerer dieser Bäder sind die Eihüllen genügend erweicht, um den Larven deren Sprengung durch Beugen und Strecken des Rumpfes zu ermöglichen. Sie sind dann 16—18 mm lang, besitzen bereits innere Kiemen und Hornkiefer, mit denen sie schon vor dem Ausschlüpfen Löcher in die Hüllen genagt haben. Ihre postembryonale Entwicklung dauert über ein Jahr.

1b. Dieser für das Freileben gültige Fortpflanzungsakt läßt sich im Gefangenleben, falls natürliche Bedingungen gewahrt bleiben und namentlich die Temperatur im Sommer nicht über 17 Grad steigt, im Winter Erstarrungsschlaf herbeiführt, nicht nur bei allen Laichperioden der im geschlechtsreifen Zustande gefangenen Exemplare, sondern auch bei denen ihrer Nachkommengenerationen aufrecht erhalten. Es werden zwei Laichperioden im Jahr absolviert, eine im Frühjahr (meist April), eine im Spätsommer oder Herbst (meist September).

2a. Wenn bei 25—30 Grad C. gehalten, zieht das Männchen während der Copulation dem Weibchen die Eierketten aus der Cloake, wickelt sie aber nicht um die Hinterschenkel, sondern läßt sie liegen. Dies kann auf dem Lande geschehen, wo zu rasches Eintrocknen der Gallerte das Anhaften hemmt, geschieht aber meist im Wasser, wo die Tiere vor der Hitze Kühlung suchen, und zu rasches Aufquellen der Gallerte das Ankleben verhindert. — Die ins Wasser gelegten Eier entwickeln sich nur zu einem sehr geringen Prozentsatz; infolge Maceration ihrer Hüllen werden die fast farblosen Embryonen schon nach 2 Wochen auf einem Stadium frei, auf welchem sie 12—14 mm lang sind, noch äußere Kiemen (jederseits eine) und einen Dottersack besitzen, der ihnen nicht erlaubt, sich schwimmend zu bewegen. Das Freiwerden unterstützen Rumpfbewegungen der Embryonen, die, innerhalb der festen Hülle eines Landeies ohne Konsequenz, beim Wasserei das Zerreißen der aufgeweichten Hülle bewirken; hingegen unterbleibt die Nagetätigkeit an den Hüllen, da die Hornkiefer zu dieser Zeit noch nicht entwickelt sind. Die äußeren Kiemen, eigentlich für embryonale Atmung bestimmt, sind lang, zart, fein verzweigt, blutreich und pigmentarm; im Wasser werden sie durch Resorption, nebenhergehendes Abbröckeln der Spitzen verkleinert und vereinfacht, derber, ärmer an Capillaren und reicher an Farbstoff. Die postembryonale Entwicklung dauert nur 3—4 Monate. Die aus Wassereiern hervorgegangenen Kröten zeichnen sich durch Riesenwuchs aus.

2b. Die ohne Brutpflege, teils auf dem Lande, teils im Wasser zur Entwicklung gelangten *Alytes*, welche aus erster, in hoher Temperatur verbrachter Laichperiode ihrer Eltern herrühren, zeigen ihrerseits gelegentlich ihrer Fortpflanzungstätigkeit keinerlei Abweichung von dem sub 1a und 1b bezeichneten normalen Modus.

3a. Ist aber die Fortpflanzung ohne Brutpflege habituell geworden, so suchen die Geschlechter bei herannahender Paarungszeit

ohne Zwang das Wasser auf, copulieren dort, und es resultieren 90 bis 115 kleine, dotterarme Eier, deren Larven bald vom Hunger getrieben werden, sich heftig zu beugen und zu strecken, wodurch sie die Hüllen auf dem mit äußeren Kiemen versehenen Stadium gewaltsam sprengen. Bei Adaption der embryonalen Kiemen an die Wasseratmung geht die Verringerung der respirierenden Oberfläche nur noch durch Resorption allein, nicht mehr auch durch Abbrechen distaler Teile vor sich. Beim Ausschlüpfen haben diese etwas stärker als die vorigen pigmentierten Larven keinen Dottersack mehr und können deshalb sogleich frei im Wasser gewandt schwimmen, wozu sie außerdem durch den etwas breiteren Ruderschwanz befähigt werden.

3b. Die ohne Brutpflege im Wasser zur Entwicklung gelangten *Alytes*, welche aus späteren Laichperioden ihrer Eltern herrühren, wenn letztere in bezug auf ihre Laichinstinkte schon dauernd verändert waren, üben abermals keine Brutpflege aus und legen ihre Eier

a) ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen entweder auf dem Lande ab, falls sie noch aus relativ früheren, jener ersten, in bezug auf Vererbung wirkungslosen Laichzeit unmittelbar gefolgt Perioden herrührten; oder im Wasser, wenn sie bereits aus relativ spätesten Laichperioden ihrer Eltern herstammten.

β) Mit Fortdauer der Versuchsbedingungen legen sie ihre Eier stets im Wasser, wobei die an Menge immer noch zunehmenden, an Dotterreichtum und daher an Größe abnehmenden Eier mit dickerer gallertiger Kugelschale, aber kürzerer Verbindungsschnur, die frisch geschlüpften, intensiv dunkel pigmentierten Larven in 4. Generation mit abermals verbreitertem Ruderschwanz, mit drei Kiemenpaaren statt einem, die Kiemen selbst ohne Adaptionsprozeß sogleich weniger verzweigt, kürzer, robuster, pigmentreicher und blutärmer erscheinen. Geschlechtsreife Männchen dritter Generation besitzen auf Daumen und Daumenballen rauhe, in vierter Generation außerdem schwarz verfärbte Schwielenbildung und hypertrophische Armmuskulatur.

4a. Die ohne Brutpflege außerhalb des Wassers gelegten Eier entwickeln sich, auf feuchtem Boden liegen gelassen, normal und nur, wenn überdies warm gehalten, in beschleunigtem Tempo. Bewirkt man aber durch die hohe Temperatur, daß sie alle Stadien rascher durchlaufen, und gleichzeitig durch Gewährung nur des unentbehrlichsten Feuchtigkeitsminimums, daß sie nicht rechtzeitig ausschlüpfen, so erhält man sehr große Eier, in denen die Embryonen 6—7 Wochen liegen und beim Ausschlüpfen bereits 20—24 mm lang

sind. Tritt noch Lichtabschluß hinzu, so erhält man Rieseneier, in denen die Embryonen gegen 10 Wochen bis zu einer Größe von 31 mm und Ausdifferenzierung des rückwärtigen Extremitätenpaares liegen bleiben. Die restliche Entwicklung bis zur Metamorphose verläuft beschleunigt, etwa binnen 5 Monaten. Die Vollkröten zeichnen sich durch Zwergwuchs aus.

4b. Diese Zwerg-*Alytes* üben an ihren großen, nur 16 bis 19 Eiern Brutpflege aus:

α) Ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen entschlüpfen ihnen nach über 7 Wochen Larven, welche bei 21 mm Totallänge bereits Hinterbeine in Form noch undifferenzierter, nach außen vortretender Knospen aufweisen.

β) Mit Fortdauer der Versuchsbedingungen ergibt sich weitere Größenzunahme und Mengenabnahme der eben abgelegten, hingegen keine Größenzunahme der ausschlüpfreifen Eier, aus denen nach fast 9 Wochen trotzdem Larven gleich vorgeschrittenen Stadiums wie in erster Versuchsgeneration schlüpfen, nämlich solche mit völlig fertig differenzierten Hinterbeinen. Zu den äußeren Faktoren, welche die der Hüllensprengung vorangehenden Bewegungen recht lange hintanhaltend, gesellt sich als innerer Faktor der außerordentlich große und lange persistierende Dottersack, der die Larven zur Ruhe zwingt und ihnen so reichlich Nahrung gibt, daß sie keinen Bewegungsdrang empfinden.

5a. Auch durch Luft- und Wasserströmungen, welche das die Land-, bzw. Wassereier umgebende Medium in starke Bewegung versetzen, ferner durch ununterbrochenes Rotieren im Klinostaten oder schwaches, intermittierendes Centrifugieren, welches die Eier selbst in Bewegung bringt, lassen sich die Embryonen bis zu gewissem, geringerem Grade (in Wassereiern z. B. bis zur Resorption der äußeren Kiemen) in den Hüllen zurückhalten. Durch Kombination mit Wärme und Trockenheit wird das Ergebnis, welches schon durch letztere beiden Faktoren allein erzielt ist, kaum gesteigert, tritt Dunkelheit hinzu, so gehen die Embryonen zugrunde.

5b. Nur wo bei Landeiern die mechanischen Agentien sich mit Wärme und Feuchtigkeitsmangel kombinieren, ist in nächster, normal behandelter Generation ein bis zu 5 oder 6 Wochen verzögertes Ausschlüpfen der dann 20—23 mm langen, noch fußlosen Larven zu beobachten.

6a. Die Larven, sowohl aus gewöhnlichen Landeiern als auch aus solchen, in denen die Embryonen bis über den normalen Aus-

schlüpftermin zurückgehalten waren, lassen sich während einiger Wochen auf feuchter Erde statt im Wasser am Leben erhalten: erstere, bis sie kleine Hinterbeine haben, letztere beträchtlich über dieses Stadium hinaus, da sie ja schon große Hinterbeine besitzen, wenn sie das Ei verlassen. Durch Integumentverdickung, frühe Entwicklung der Hautdrüsen und Lungen, seitliche Verstärkung der Muskelpartie und Verschmälerung der Saumpartie des Schwanzes, sowie durch physiologische Reaktionen zweckmäßiger Art passen sich die Landlarven dem Luftmedium an. Der Rest ihrer Entwicklung verläuft im Wasser und endigt auffallend bald mit der Metamorphose, nach welcher die Vollkröten nur noch wenig wachsen, also verzweigt bleiben.

6b. *α)* Ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen verschwinden diese Anpassungsmerkmale in nächster Generation, jedoch mit folgenden Ausnahmen: frühreifer Eintritt der Luftatmung (ganz besonders häufiges Atemholen der im Wasser lebenden Larven an der Oberfläche) und der zelligen Lungenstruktur; Verkürzung der postembryonalen Entwicklung gegenüber deren normaler Gesamtdauer.

β) Mit Fortdauer der Versuchsbedingungen ergibt sich hauptsächlich eine ansehnliche Steigerung der Fähigkeit, auf dem Lande auszuhalten, verknüpft mit Steigerung aller dabei in Betracht kommenden Anpassungsmerkmale.

7a. Durch vorzeitiges Herausoperieren aus dem Wasserei, Lichtabschluß, viel, kaltes, luftreiches, ruhiges Wasser und Mästung nach vorausgegangener knapper Ernährung gelang es, eine *Alytes*-Larve 4 Jahre und 8 Monate im Larvenzustande und vorher von ihr 18 Eier zu erhalten, die mit Hilfe eines normalen Männchens künstlich besamt wurden.

7b. Die daraus erzeugenen, ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen gehaltenen Larven zeichneten sich durch auffallend langes Persistieren der äußeren Kiemen aus, befinden sich nach $2\frac{3}{4}$ Jahren noch auf zweibeinigem Stadium und treffen keinerlei Vorbereitungen zur Metamorphose.

8a. Bei 17 Grad C. und darunter wird *Alytes* im Alter von 2 Jahren, bei 25 Grad und darüber mit 1 Jahr geschlechtsreif.

8b. Die Nachkommen der letzteren, warm gehalten, brauchen, wenn sogar bereits die soeben abgelegten Eier in kühle Temperatur zurückgebracht werden, $1\frac{1}{2}$ Jahre bis zur Geschlechtsreife, nur ebenso lange aber auch die gleich behandelten Nachkommen solcher Kröten, die erst als geschlechtsreife Tiere in hohe Temperatur ge-

bracht und sich, nachdem sie eine Zeitlang dort gelebt, fortgepflanzt hatten.

9. Vererbung der aufgezwungenen Fortpflanzungs- und Entwicklungsveränderung hat stattgefunden

α) in jedem Falle, wo die Eltern bereits eine immanente Instinktviation erworben hatten, und

β) wo das Keimplasma während seiner Reife vom verändernden Einfluß getroffen werden konnte;

γ) in einem Falle, dem Heranwachsen von Rieseneiern, welche Embryonen abnorm vorgerückten Entwicklungsstadiums enthalten, auch wo das Keimplasma nur vor seiner Reifung vom verändernden Einflusse erreicht werden konnte.

δ) In einigen Fällen von Anpassung funktioneller Beschaffenheit: denen der »Landlarven«; denen der »Wassereier« mit ihrer verdickten Gallerte, vermehrten und modifizierten Kiemen, verbreiterten Flossensäumen an den ihnen entschlüpfenden Larven; denen des aus letzteren hervorgegangenen geschlechtsreifen Männchens mit seiner Brunftschwiele und verstärkten Armmuskeln.

Die erworbene Veränderung ist bei Rückversetzung der zweiten und der folgenden Generationen in primäre Bedingungen in abgeschwächtem und um so mehr abklingendem Grade wieder aufgetreten, je längere Zeit verstreicht zwischen jener Rückversetzung und der betreffenden Laichperiode. Die Veränderung ist jedoch bei Fortdauer der Versuchsbedingungen auf die nächste und die späteren Generationen zumindest in gleichem, meist in verstärktem Grade wieder übergegangen.

10. Vererbung der aufgezwungenen Fortpflanzungs- und Entwicklungsveränderung hat (unter Berücksichtigung der sub 9 γ erwähnten Ausnahme) nicht stattgefunden, wo sie bei den Eltern noch nicht engraphisch fixiert gewesen war:

α) bei allen ohne Brutpflege zur Entwicklung gelangten Land- und Wassereiern aus erster, unter erhöhter Temperatur verbrachter Laichperiode der Versuchstiere;

β) bei allen nur unter abgeänderten Feuchtigkeits-, nicht auch abgeänderten Temperaturbedingungen vor sich gegangenen Laichperioden;

γ) bei künstlicher Besamung der *Alytes*-Eier und deren Aufzucht auf dem Lande oder im Wasser;

δ) bei partieller Neotenie, wo die Fortpflanzung der Versuchstiere erst nach Metamorphose stattgefunden hatte;

e) bei allen, wenn auch tief eingreifenden Entwicklungsveränderungen so labiler Beschaffenheit, daß sie in jeder Generation vom äußeren Medium frisch induziert zu werden vermögen: so das Stadium, auf welchem die Larven aus Land- und aus Wassereiern schlüpfen; die Dauer ihrer postembryonalen Entwicklung; die Größe, welche die Vollkröten aus Wasser-, aus Landeiern und nach einer ganz oder nur teilweise im Wasser verbrachten Postembryonalentwicklung erreichen; diejenigen Anpassungen der Landlarven, welche Muskel- und Saumpartie des Schwanzes, Integument, Drüsen und motorische Äußerungen betreffen.

VII. Literaturverzeichnis.

Es sind auch einige in der Abhandlung sonst an keiner Stelle zitierte Schriften in das Verzeichnis aufgenommen; da sie für die Lebensgeschichte von *Alytes obstetricans* von Wichtigkeit sind, mögen sie als Ergänzung meines 1906 gegebenen Literaturverzeichnisses betrachtet werden. — Von den in Kapitel V ('Theoretische Wertung der Ergebnisse') summarisch zitierten Schriften STANDFUSS' und FISCHER'S ist nur je eine aufgezählt, welche die experimentellen Vererbungsergebnisse der genannten Forscher in mehr zusammenfassender Weise behandeln.

- BEDRIAGA, JACQUES DE, Die Lurchfauna Europas. Bd. I.: Anura, Froschlurche. Bull. Soc. Nat. Moscou 1889. S. 210—422, 466—622. Auch in Buchausgabe erschienen, Alytes S. 343—369. Moskau 1891.
- CHAUVIN, MARIE VON, Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XLI. S. 365—389. Leipzig 1885.
- DÜRIGEN, BRUNO, Deutschlands Reptilien und Amphibien. Alytes S. 397, 416, 537, 558—574, 648. Magdeburg 1897.
- FISCHER, E., Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomologie. Bd. VII. Nr. 7—16, 21—24. 1902.
- HACKENBERG, HUGO, Einiges über unsre Amphibien im Frühjahr. Nerthus. Bd. VI. Nr. 10, S. 193—195. Nr. 11, S. 218—221. 1904.
- Einiges aus dem Leben unsrer Amphibien, insbesondere der Geburtshelferkröte. Nerthus. Bd. VII. Nr. 10, 11. 1905.
- Einiges über die Geburtshelferkröte. Lacerta, Zeitschr. f. Terrarienkunde (Beilage zur Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde). S. 66, 70, 76, 82. Braunschweig 1908.
- HARTMANN, C., Die Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans* Wagl.) Nerthus. Bd. VI. Nr. 16. S. 324—326. Altona-Kiel 1904.
- *Alytes obstetricans*. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. I. Nr. 21. S. 123—124. Braunschweig 1904.
- Zu meinem Aufsätze über *Alytes obstetricans*. Natur u. Haus. Bd. XIV. Nr. 1. S. 15. Dresden 1905/6.
- HÉRON-ROYER, Recherches sur la Fécondité des Batraciens Anoures *Alytes obstetricans*, *Hyla viridis* et sur la Fécondation des Oeufs du *Bufo vulgaris* dans l'Obscurité. Bull. Soc. Zool. de France. Vol. III. p. 278—285. Paris 1878.

- HÉRON-ROYER, Note sur l'*Hybridation* des Batraciens Anoures et ses Produits congénères et bigénères. Bull. Soc. Zool. de France. Vol. VIII. p. 397—416. 3 Fig. Paris 1883.
- Recherches sur les Caractères *Embryonnaires* externes de l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*) à partir de la ponte jusqu'à l'éclosion de la larve. Bull. Soc. Zool. de France. Vol. VIII. p. 417—436. Pl. XIII. Paris 1883.
- JOURDAIN, Revue internationale des sciences. No. 7. 1878.
- KAMMERER, PAUL, Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVII. Heft 2/3. S. 165—264. Taf. XIII. Leipzig 1904.
- Künstlicher *Melanismus* bei Eidechsen. Centralbl. f. Physiologie. Bd. XX. Heft 8. S. 261—263. 1906.
- Experimentelle Fortpflanzungsveränderung bei Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) und Laubfrosch (*Hyla arborea*). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXII. Heft 1/2. S. 48—140. Taf. V. Leipzig 1906.
- Zuchtversuche mit *Geburtshelferkröten*. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. XVIII. Nr. 11—16. S. 104, 113, 125, 136, 146, 156. Figur S. 129. Magdeburg 1907.
- Erzwungene Fortpflanzungsveränderungen und deren Vererbung; Demonstration neuer Tierbastarde. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXI. Nr. 8. S. 253—255. 1907.
- Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXV. Heft 1/2. S. 7—51. Taf. I. Leipzig 1907.
- Über Vererbung *erworbener Eigenschaften*. Das Wissen für Alle. Nr. 13. S. 199—203. Nr. 14. S. 6—216. Wien 1908.
- *Autoreferat* über »Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II.« Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. I. Heft 1/2. Berlin 1908.
- KAMINSKY, Über die Fortpflanzung der Geburtshelferkröte. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. I. Nr. 19. S. 111. Braunschweig 1904. (Ist mehr ein Referat über die Arbeiten von DEMOURS, DE L'ISLE, VOGT; siehe diese im Lit.-Verz. 1906.)
- KATHARINER, L., Weitere Versuche über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIV. Heft 1/2. S. 290—299. 1 Fig. S. 297. Leipzig 1902.
- LOOSS, A., Über Degenerationerscheinungen im Tierreich, besonders über die Reduction des Froschlarvenschwanzes und die im Verlaufe derselben auftretenden histolytischen Prozesse. Preisschriften, gekrönt u. herausgeg. v. d. Fürstl. JABLONOWSKISCHEN Gesellsch. zu Leipzig. Nr. X d. math.-naturw. Sektion. 4 Taf. 1889.
- PETERS, WILHELM, Über eine von KRUG und GUNDLACH auf der Insel Puerto-rico gemachte Sammlung von Säugetieren und Amphibien, sowie über die Entwicklung eines Batrachiers, *Hylodes martinicensis* Dum. Bibr., ohne Metamorphose. Monatsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. S. 703—714. *Hylodes* S. 709—714. Taf. I, II. 1876.
- 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. I. p. 45—127. Pl. I—V. 1905.

- PLATE, L., Referat über KAMMERER, »Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II.« Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. Bd. V. Heft 1. S. 118—120. 1908.
- PRZIBRAM, HANS, Die Biologische Versuchsanstalt in Wien, Zweck, Einrichtung und Tätigkeit während der ersten fünf Jahre ihres Bestandes (1902—1907). Bericht der zoologischen, botanischen und physikalisch-chemischen Abteilung. Zeitschr. f. biol. Technik u. Methodik. Bd. I. Heft 3 ff. Straßburg 1908, 1909.
- PRZIBRAM, HANS, und WEBER, ERNST J., Regenerationsversuche allgemeinerer Bedeutung bei Borstenschwänzen (Lepismatidae). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XXIII. Heft 4. S. 615—631. Taf. XXVII. Leipzig 1907.
- SCHLÄPFER, J. G., Versuch einer naturhistorischen Beschreibung des Kantons Appenzell. Erste Abteilung der Topographie und Geschichte des Kantons Appenzell. Trogen 1829.
- SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Versuch einer Begründung der Descendenztheorie. G. Fischer, Jena 1908.
- SCHRÖDER, CHRISTIAN, Über experimentell erzielte Instinktvariationen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. S. 158—166. 1903.
- SEMON, RICHARD, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. Bd. IV. Heft 1. S. 1—46. München 1907.
- Die Mneme. 2. Aufl. Wilh. Engelmann. Leipzig 1908.
- STANDFUSS, M., Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund achtundzwanzigjähriger Experimente. Vortrag in der Züricher Naturforschenden Gesellsch. am 13. Januar 1902. Zürich 1905.
- TOWER, WILLIAM LAWRENCE, An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus *Leptinotarsa*. Carnegie Institution of Washington. Publication No. 48. Papers of the Station for Experimental Evolution No. 4. 1906.
- WEISMANN, AUGUST, SEMONS Mneme und die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. Bd. III. Heft 1. S. 1. München 1906.
- WICHAND, BERNHARD, Die Geburtshelferkröte, ihre Pflege und Zucht im Terrarium. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. Bd. XVII. Nr. 42. S. 420—421. Phot. S. 419. Nr. 43. S. 430—431. Magdeburg 1906.

VIII. Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Alytes obstetricans* und sind in natürlicher Größe, Fig. 20*b*, 21*b*, 23*b* vergrößert gezeichnet. Fig. 1—8, 10, 15, 18, 23, 29—37 von HANS PRZIBRAM, 27 und 28 von CAROLA NAHOWSKA, die übrigen vom Verfasser.

Tafel XVI.

Fig. 1—7: Stadien der normalen Entwicklung.

Fig. 1. Männchen aus zweiter Gefangenschaftsgeneration der Normalkultur, geboren Herbst 1905, mit Eierballen, der am 24. IX. 1907 abgelegt, befruchtet und aufgeladen, am 1. X. 07 gezeichnet wurde.

Fig. 1*a*. Einzelnes normales Ei (»Landei«), abgelegt und konserviert 3. V. 05, aus der Schnur abgetrennt.

- Fig. 2. Einzelnes normales Ei (»Landeier«), zum Auskriechen reif: abgelegt 28./29. IV. 05, konserviert 4. VI. 05. Der Embryo ist von oben zu sehen.
- Fig. 3. Frisch geschlüpfte, normale Larve, mit inneren Kiemen, fußlos: aus einem am 28./29. IV. 05 gelegten Ei ausgekrochen und konserviert am 5. VI. 05. Profilsicht.
- Fig. 3a. Andres Exemplar der gleichen Larvenkategorie, von gleichen Daten wie Fig. 3, Ansicht von oben.
- Fig. 4. Zweibeinige normale Larve aus einem am 28./29. IV. 05 gelegten Ei gekrochen am 5. VI. 05, konserviert 20. IX. 05.
- Fig. 5. Vierbeinige normale Larve: Auftreten der Vorderbeine und Konservierung am 22. VII. 06, alle andern Daten wie bei Fig. 4.
- Fig. 6. Andres Exemplar derselben Larvenkategorie, nach Beginn der Schwanzresorption, konserviert 28. VII. 06, alle andern Daten wie Fig. 4 und 5.
- Fig. 7. Frisch verwandelte Vollkröte, metamorphosiert und konserviert am 1. VIII. 06, alle andern Daten wie bei den vorigen Figuren.

Fig. 8—14. Stadien derjenigen Versuchsreihe, bei welcher die Embryonen abnorm lange im Ei verblieben.

- Fig. 8. Einzelnes Ei (Landeier), zum Auskriechen reif, durch Trockenkultur bei 25—30 Grad C. am rechtzeitigen Entlassen des Embryos gehemmt, gelegt 30. IV. 05, konserviert 15. VI. 05. Ansicht von oben.
- Fig. 9. Landeier zum Auskriechen reif, durch Trocken- und Finsternkultur bei 25—30 Grad C. am rechtzeitigen Entlassen des Embryos gehemmt, welcher letzterer bereits Hinterbeine ausgebildet hat. Ablage 30. IV., Konservierung 4. VII. 05. Embryo von der Seite gesehen.
- Fig. 9a. Dasselbe Ei wie Fig. 9, Embryo von oben gesehen.
- Fig. 10. Aus einem Riesenei, wie in Fig. 9 und 9a dargestellt, frisch geschlüpfte Larve, mit ausdifferenzierten Hinterbeinen, aus dem am 30. IV. 05 gelegten Ei gekrochen und konserviert am 7. VII. 05.
- Fig. 11. Frisch ausgeschlüpfte Larve mit Hinterbeinstummeln, Nachkomme zweiter Generation der in Fig. 9, 10 dargestellten Kategorie (Verlegung eines Teiles der sonst postembryonalen Entwicklung in die Embryonalentwicklung) bei Rückversetzung in normale Bedingungen. Ei gelegt 18. IX. 06, geschlüpft und konserviert 8. XI. 06.
- Fig. 12. Frisch ausgeschlüpfte Larve mit ausdifferenzierten Hinterbeinen, Nachkomme dritter Generation der in Fig. 9, 10 dargestellten Kategorie (Verlegung eines Stückes Larvenentwicklung in die Embryogenese) bei Weiterwirkung der verantwortlichen Faktoren (Trocken- und Dunkelkultur bei 25—30 Grad C. während der Entwicklung) in zweiter, Wiederherstellung der normalen Bedingungen in dritter Generation. Ei gelegt 15. IV. 08, Larve geschlüpft und konserviert 15. VI. 08.
- Fig. 13. Aus einer Larve wie Fig. 10 frisch metamorphosierte Vollkröte, nach einem durch Trocken- und Dunkelkultur bei 25—30 Grad C. verlängerten Embryonal- und einer dann bei normalen Bedingungen etwas abgekürzten Postembryonalentwicklung: Eiablage 30. IV. 05, Schlüpfen 8. VII. 05, Vollendung der Metamorphose und Konservierung am 1. I. 06.
- Fig. 14. Arterwachsenes Zwergmännchen, an Rieseneiern Brutpflege ausübend, Daten seiner Entwicklung wie Fig. 13; die von ihm getragenen Eier am 18. IX. 06 abgelegt, Zeichnung am 3. X. 06 angefertigt.

Fig. 15–17. Stadien derjenigen Versuchskategorie, bei welcher die Larven nach Ausschlüpfen nicht sogleich ins Wasser kamen.

Fig. 15. »Landlarve« aus normalem Landei: Ei gelegt 9. IX. 03, Larve geschlüpft 7. X. 03, auf feuchter Erde außer Wasser gehalten bis 5. XI. 03, an diesem Tage gezeichnet.

Fig. 16. Landlarve aus einem durch Trocken- und Dunkelkultur bei 25–30 Grad C. am rechtzeitigen Ausschlüpfen verhinderten »Riesenei«: Ei gelegt 30. IV. 05, Larve geschlüpft 9. VII. 05, auf feuchter Erde gehalten bis 25. VII. 05, an diesem Tage gezeichnet.

Fig. 17. Aus einer Larve wie Fig. 16 frisch metamorphosierte Vollkröte, also nach einer durch Trocken- und Dunkelkultur bei 25–30 Grad C. verbrachten Embryonalentwicklung, einem 16tägigen Larvenleben außer, 14tägigem Larvenleben im Wasser. Daten wie bei Fig. 16, Metamorphose und Zeichnung am 10. III. 05.

Fig. 18–26. Stadien derjenigen Versuchskategorie, wo Copulation, Eiablage, Embryonal- und Postembryonalentwicklung im Wasser verlaufen.

Fig. 18. Stück einer Laichschnur, die in zweiter Gefangenschaftsgeneration trotz Rückversetzung in normale Bedingungen ohne Brutpflege ins Wasser abgelegt wurde. Ablage und Zeichnung am 2. IV. 08, 9–11 Uhr vormittags.

Fig. 18a. Einzelnes Ei, aus einer Schnur von Wassereiern erster Generation herausgenommen, nach dem Gallerquellen im Wasser. Abgelegt 1. V. 05, konserviert 8. V. 05.

Fig. 19. Einzelnes Ei aus derselben Laichschnur wie Fig. 18, reif zum Ausschlüpfen: abgelegt 1. V. 05, gezeichnet 13. V. 05. Der Embryo ist von oben zu sehen.

Fig. 20. Frisch geschlüpfte Larve mit äußeren Kiemen und Dottersackrest, aus einem Wasserei erster Generation und erster Laichperiode unter den Versuchsbedingungen; Ei gelegt 1. V. 05, geschlüpft und gezeichnet 14. V. 05, 10 Uhr vormittags. Profilansicht.

Fig. 20a. Dieselbe Larve, Rückenansicht.

Fig. 20b. Kopf derselben Larve von oben, vergrößert. Länge und reiche Verzweigung des einzigen Kiemenpaares zu beachten.

Fig. 21. Frisch geschlüpfte Larve mit äußeren Kiemen, ohne Dottersack, aus einem Wasserei erster Generation, aber späterer Laichperiode unter den Versuchsbedingungen (kann auch als Abbildung der Larve aus einem Wasserei zweiter Generation der Versuchstiere, nach Wiederherstellung normaler Bedingungen, also aus einem in Fig. 18 dargestellten Wasserei, gelten). Ei gelegt 10. III. 07, Larve geschlüpft und gezeichnet 23. III. 07, 8 Uhr früh. Profilansicht. Zunahme der Pigmentierung und der Breite des Schwanzflossensaumes zu beachten.

Fig. 21a. Dieselbe Larve wie Fig. 21, Rückenansicht.

Fig. 21b. Kopf derselben Larve von oben, vergrößert. Abnahme der Länge und Verzweigung an der Kieme zu beachten.

Fig. 22. Stück einer Eikette, die in zweiter Gefangenschaftsgeneration bei Weiterwirkung der Versuchsbedingungen (hohe Temperatur) ohne Brutpflege ins Wasser abgelegt wurde, nach Quellen der Gallerthüllen: Eier gelegt 30. III. 07, gezeichnet 2. IV. 07.

- Fig. 23. Frisch geschlüpfte Larve aus einem Wasserei vom Habitus der in Fig. 22 dargestellten, von vierter Gefangenschaftsgeneration bei Weiterwirkung der Versuchsbedingungen. Abgelegt am 10. IV. 09, geschlüpft und gezeichnet 22. IV. 09. Profilansicht. Zu beachten die abermalige Zunahme des Pigments und der Flossensaumbreite.
- Fig. 23a. Andre Larve aus derselben Laichschnur, aus welcher auch die in voriger Figur dargestellte Larve stammt, Daten wie Fig. 23, Rückenansicht.
- Fig. 23b. Kopf einer gleich beschaffenen Larve von oben. Zu beachten die drei Kiemenpaare an Stelle des einzigen Paares vorausgehender Generationen, welches hier dem vordersten Kiemenpaare entspricht.
- Fig. 24. Frischverwandelte Vollkröte nach einer im Wasser verbrachten Ei- und Larvenentwicklung: Ei gelegt 1. V. 05, Larve geschlüpft 14. V. 05, Metamorphose und Zeichnung 5. IX. 05.
- Fig. 25. Stellung der Vorderbeine eines normalen geschlechtsreifen Männchens beim hochaufgerichteten Sitzen. Gezeichnet während der Paarungszeit des Aprils 1909.
- Fig. 25a. Vorderbein eines solchen normalen Männchens, Daten wie Fig. 25.
- Fig. 26. Gleiche Stellung, wie Fig. 25, der Vorderbeine eines geschlechtsreifen Männchens, in vierter Generation aus einem Ei, das bei einer im Wasser stattgefundenen Copulation besamt wurde, hervorgegangen, gezeichnet 25. April 1909. Im Vergleiche zu Fig. 25 ist die mehr einwärts gedrehte Haltung der muskulös-hypertrophierten Arme und die Brunftschwielen auf den Daumen zu beachten.
- Fig. 26a. Vorderbein desselben Männchens wie Fig. 26. Mit Muskelhypertrophie und Brunftschwiele auf Daumenoberseite und Daumenballen, Daten wie Fig. 26.

Tafel XVII.

Fig. 27—29. Neotenische Larven.

- Fig. 27. Partiell neotenische Larve, 4 Jahre alt, 2 Monate vor der Metamorphose: aus dem Ei operiert 1. VI. 98, gezeichnet 1. VI. 02. (Nur durch vorzeitige Entnahme aus dem Landei neotenisch geworden.)
- Fig. 28. Total neotenische (geschlechtsreife, weibliche) Larve, 4 Jahre und 3 Monate alt, 5 Monate vor der Metamorphose: aus dem Ei operiert 28. III. 02, gezeichnet 10. VI. 06. (Durch die vorzeitige Entnahme aus dem Wasserei, durch Dunkelheit, niedrige Temperatur, große Menge und Ruhe des Wassers, Mästung nach vorausgegangener knapper Ernährung neotenisch geworden.)
- Fig. 29. Neotenische Larve (noch gegenwärtig unverwandelt, daher Entscheidung, ob partiell oder total neotenisch, noch nicht möglich), unter normalen Bedingungen weitergezogener Nachkomme der total neotenischen Larve Fig. 28. Ei abgestrichen 19. IX. 06, ausgeschlüpft 1. X. 06, gezeichnet 15. V. 09.

Fig. 30—33. Genitalorgane von partiell neotenischen Larven und zum ersten Male brünftig gewordenen Volltieren, um die bei jenen noch nicht eingetretene Geschlechtsreife zu dokumentieren.

Gezeichnet 12. V. 09.

- Fig. 30. Testikel einer partiell neotenischen Larve wie Fig. 27. Cranialwärts von den länglichen, stark dunkel gefärbten Hoden sieht man den verästelten Fettkörper, ventralwärts davon (schraffiert) die Nieren.

Fig. 31. Rechter Testikel eines Männchens aus normaler Kultur, eine Woche nach Copulation (5. V. 09) gezeichnet. Medianwärts davon (schraffiert) die Niere. Fettkörper (Corpus adiposum) mächtig entwickelt.

Fig. 32. Ovarium einer partiell neotenischen Larve wie Fig. 27. Darunter sehen Teile der Niere hervor.

Fig. 33. Rechtes Ovarium eines geschlechtsreifen Weibchens aus normaler Kultur, eine Woche nach Eiablage (5. V. 09) gezeichnet. Cranialwärts ist wiederum das Corpus adiposum, lateralwärts ein Stück Oviduct zu sehen.

Fig. 34–37. Lungen von Wasser- und Landlarven im Vergleiche zu denen des metamorphosierten Tieres, gezeichnet 12. V. 09.

Fig. 34. Langgestreckte, glattwandige Lunge einer normalen Larve mit zwei bis vier Extremitäten, wie Fig. 4 oder 5.

Fig. 35. Langgestreckte, zellige Lunge einer partiell neotenischen Larve, wie Fig. 27.

Fig. 36. Kurze Lunge wabiger Struktur einer Landlarve, wie Fig. 15, 16.

Fig. 37. Ebensolche Lunge einer normalen Vollkröte, wie Fig. 7, bald nach Metamorphose.