

7.99
N° 1—2 B II

JANVIER—FÉVRIER

1929

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (II)

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

1929



rcin.org.pl

Publié, par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction de
M. S. Maziarski. (Cracovie, Institut d'Histologie de l'Université, rue Wielopole 15).

Nakładem Polskiej Akademji Umiejętności.
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Fillpowskiego

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES ET DES LETTRES
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES II

Studja porównawczo-rozwojowe i psychograficzne nad gąsienicami z rodzaju Mamestra. — Entwicklungsgeschichtliche und psychographische Studien an Mamestra-Raupen¹⁾.

Mémoire

de **M. R. J. WOJTUSIAK,**

présenté, dans la séance du 7 Janvier 1929, par M. M. Siedlecki m. t.

(Planche 1).

Einleitung.

Das Ei.

1. *Mamestra brassicae* L.
2. » *splendens* Hb.
3. » *trifolii* Rott.

Die Entwicklung der Raupe.

1. Die Raupe von *Mamestra brassicae* L.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Das erste Wachstumsstadium bis zur 1. Häutung.

Die Raupe nach der 1. Häutung.

»	»	»	»	2.	»
»	»	»	»	3.	»
»	»	»	»	4.	»
»	»	»	»	5.	»
»	»	»	»	6.	»

¹⁾ Unter »Psychographie« ist nach der von Prof. Garbowski gebrauchten Terminologie die Beschreibung von tierischen Handlungen zu verstehen, bei welchen es sich nicht um einen rein physiologischen Vorgang handelt, sondern auch eine psychische Komponente in Betracht gezogen wird. Der Ausdruck ist übrigens in der deskriptiven Psychologie seit langer Zeit gebräuchlich.

2. Die Raupe von *Mamestra splendens* Hb.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Die Raupe nach dem Ausschlüpfen.

»	»	»	der 1. Häutung.
»	»	»	» 2. »
»	»	»	» 3. »
»	»	»	» 4. »
»	»	»	» 5. »

3. Die Raupe von *Mamestra trifolii* Rott.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Die Raupe nach dem Ausschlüpfen.

»	»	»	der 1. Häutung.
»	»	»	» 2. »
»	»	»	» 3. »
»	»	»	» 4. »
»	»	»	» 5. »

Allgemeine morphologische Charakteristik der Arten.

Das Wachstum der Raupe und die quantitativen Verhältnisse der Entwicklung.

Über die Bewegungsart der Raupen im Zusammenhang mit der Entwicklung der vorderen Bauchbeine.

Über die Art der Nahrungsaufnahme.

Über das Verzehren von Eihüllen und Exuvien.

Der Reinigungsreflex.

Reaktionsweise auf Tastreize.

Reaktionsweise auf Erschütterungen.

Das Verhalten der Raupen nach dem Ausschlüpfen und während der Häutungen.

Phototaxis.

Orientierungsgabe in bezug auf Nahrung.

Die Polyederkrankheit.

Allgemeine Ergebnisse und Schlüsse.

Schlußbemerkung.

Einleitung.

Ende August 1927 fielen mir auf der Unterseite eines äußeren Kohlblattes runde Schmetterlingseier auf, welche, im ganzen etwa dreißig, reihenweise nebeneinander angeklebt waren. Erst nach längerer Beobachtung der Entwicklungsweise ausgeschlüpfter Räumchen stellte es sich heraus, daß es sich um Eier des überall gemeinen Kohlschädlings, der Kohleule (*Mamestra brassicae* L.) handelte. Die Schwierigkeit einer systematischen Bestimmung in den ersten Stadien liegt darin, daß die Räumchen dieser Noctuide einer

Gruppe angehören, bei welcher zu Beginn des Raupenlebens nur drei Paare gut entwickelter Bauchbeine auftreten, und zwar am 5, 6 und letzten Abdominalsegment. Auch am 3 u. 4 Segment sind Bauchbeine vorhanden, sie sind jedoch so schwach entwickelt, daß sich das junge Räupchen ihrer gar nicht bedient, bis diese im Laufe der Metamorphose den anderen Beinen gleich werden. Infolgedessen nähern sich die Räupchen anfänglich sowohl morphologisch als in Rücksicht auf ihre Bewegungen und das Verhalten sehr stark dem Spannertypus (*Geometridae*) und gehen erst später zum Typus der Noctuidenraupen über.

Die Beobachtungen an *Mamestra*-Raupen sind größtenteils älteren Datums und wurden ziemlich flüchtig angestellt. Ihr Hauptziel bestand darin, möglichst viele Belege zugunsten der Deszendenztheorie zu gewinnen und einen Nachweis phylogenetischer Verwandtschaft der betreffenden Arten zu liefern, weniger aber um ihr spezifisches Verhalten festzustellen und zu schildern¹⁾. Eine genaue Darstellung der Metamorphose und der Lebensweise einiger Raupenarten, die zu diesem Genus gehören, dürfte demnach als ein Beitrag zur Kenntnis der Biologie dieser formenreichen Gruppe besonderes morphologisches und psychogenetisches Interesse bieten. Deshalb mußten die Beobachtungen und Aufzeichnungen im Material v. J. 1927 im nächsten Flugjahre vervollständigt werden, um lückenlose Protokolle zu erhalten — zumal die Raupen späterhin von der Polyederkrankheit befallen wurden, so daß nur ein geringer Teil derselben ihre Entwicklung vollenden konnte; außerdem mußten andere verwandte Arten als Vergleichsmaterial in analoger Weise bearbeitet werden. Zu diesem Zwecke wurden zunächst drei *Mamestra*-Arten herangezogen, *M. brassicae* L., *trifolii* Rott. und *splendens* Hb.; die Eier der beiden ersteren stammten aus Wien, die der letztgenannten erhielt ich aus Norditalien (Merano). Die Herkunft der Eier erwähne ich deshalb, weil zwischen Raupen einer und derselben Art je nach ihrer ökologisch so verschiedenen Provenienz recht starke Abweichungen in den beiden hier in Betracht kommenden Richtungen auftreten können. Ich

¹⁾ L. Knatz: Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jugendformen von Eulenraupen. Derselbe: Verwandtschaft und relatives Alter der Noctuae und Geometrae. Festschr. Naturh. Ver. Cassel 1886, Zool. Anz. IX. 1886.

wollte auch die der *brassicae* nahestehende *M. oleracea* L. berücksichtigen, die Zucht verunglückte aber schon im Anfangsstadium.

Die Zucht der genannten drei Arten und die Beobachtungen wurden im Psychogenetischen Institut d. Jag. Univ. in Zimmertemperatur von 17—20° C. durchgeführt. Die frisch ausgeschlüpften Räumchen wurden nach der von Prof. T. Garbowski stets mit bestem Erfolg angewandten und mir empfohlenen Methode in luftdicht schließenden Glaszylindern untergebracht, wodurch die zarten Tiere tagelang durch keinen Futterwechsel gestört werden und auch die nötige Feuchtigkeit vorfinden. Ganz junge Raupen können in größeren Gesellschaften gehalten werden, natürlich jede Art für sich. Später wurden sie einzeln in runde Glasbehälter von 5—6 cm Durchmesser verteilt, welche nachher, wenn die Raupen heranwachsen, durch entsprechend größere ersetzt wurden. Diese Verteilung war notwendig, damit die Raupen ungestört bleiben, ferner weil eingehende Beobachtungen an Einzelexemplaren für die Durchschnittsnorm notwendig sind. Als Futter dienten Blätter des Kopfkohls, bei *Mamestra trifolii* auch Gartenspinat.

Die vorliegende vergleichende Studie sollte sich ursprünglich nur auf die Lebensweise der Raupe beschränken. Da es sich aber herausstellte, daß die Artunterschiede sich bereits im Eistadium bemerkbar machen, so mußte auch die Morphologie des Eies mitberücksichtigt werden, wodurch der Hauptzweck der Arbeit auf eine um so sicherere Basis gestellt wird.

Das Ei.

1. Das Ei von *Mamestra brassicae* (Fig. 1 a), welches in der Literatur gelegentlich mehrfach kurz beschrieben wurde, mißt im Durchschnitt ungefähr 0.64 mm, bei 0.46 mm Höhe (siehe Tabelle I). Es gehört zum aufrechten Formtypus, ist halbkugelig, mit abgeflachter Anheftungswand und einer auf dem Scheitel zentral gelegenen Mikropyle. Seine Farbe ist weißlich mit einem Stich ins meergrün, oben mit einem braunen Mittelfleck und einem ungefähr in der halben Eihöhe horizontal verlaufenden, braunen Ring. Vor dem Ausschlüpfen der Räumchen wird die Eihülle infolge der Abhebung vom Raupenkörper glasartig, hyalin, so daß man den dunklen Raupenkopf und den zusammengerollten Körper bequem unterscheiden kann. Bei leerem Ei opalisiert die Hülle

stark wie bei vielen anderen Schmetterlingen. Längsrippen (*costulae*), welche die ganze Eioberfläche einnehmen, treten am oberen Pol zu einer radialen Rosette in der Weise zusammen, daß der eine Teil der Rippen die Mikropyle selbst erreicht (Strahlen, *radii*), die anderen dagegen, die sogen. Zwischenstrahlen, beginnen erst in einiger Entfernung vom Eipol. Die Zahl der Radii beträgt konstant 12, so daß die von zahlreichen Autoren hervorgehobenen Unterschiede in der spezifischen Rippenzahl, meistens auf Unterschiede in der Zahl der Interradii (16—29) (Tab. I) zurückzuführen sind. Strahlen und Zwischenstrahlen sind untereinander durch Querbälkchen verbunden, so daß ein Netz von *Costulae* das Ei bedeckt und die Oberfläche in longitudinal, beziehungsweise strahlenförmig angereihte, zellenartige Alveolarfelder abgeteilt wird.

Auch das Mikropylarfeld besteht aus einer Reihe derartiger kleiner alveolarer Felder, die sich um die zentrale Einsenkung (*fovea centralis*) rosettenförmig gruppieren. Ihre Zahl entspricht ungefähr derjenigen der Radii, zeigt aber bedeutendere Schwankungen und ist meistens geringer. Diese Alveolarzellen sind von scharf keilförmiger Gestalt, mit der Spitze nach innen, mit dem hinteren, abgestutzten Ende nach außen gerichtet, wodurch das Ganze einer Sternblume ähnlich wird. Der zweite zirkumpolare Zellenring besteht aus mehr oder weniger sechseckigen, seltener aus fünf- oder viereckigen Feldern. Diese sind nicht nur viel größer, sondern auch zahlreicher als die polaren, jedenfalls aber ist ihre Zahl stets geringer als die der Zwischenstrahlen. Von den äußeren Ecken dieses zweiten Zellenringes, jedoch nicht von allen, laufen die Längsstrahlen (*radii*) aus. Die Mikropyle selbst ist leicht eingesenkt und wird von der Polarrosette warzenförmig überragt.

Trotz der beschriebenen Kostalskulptur bleibt das Ei ziemlich weich und ist sehr leicht zerdrückbar. Die Eier werden, wie bereits oben erwähnt wurde, mit der unteren, abgeflachten Wand angeklebt und bilden Gruppen von 30—50 Stück, welche aus parallel orientierten Reihen bestehen. Die Zeit der Entwicklung der Räumchen betrug im Laboratorium annähernd acht Tage.

2. Die Eier von *Mamestra splendens* sind denen der Kohleule recht ähnlich, aber leicht unterscheidbar. Vor allem sind sie weit größer; ihr Durchmesser beträgt 0.70, die Höhe 0.50 mm.

TABELLE I.

Das Ei von:					
Mam. brassicae		Mam. splendens		Mam. trifolii	
der häufigste Durchmesser	die häufigste Höhe	der häufigste Durchmesser	die häufigste Höhe	der häufigste Durchmesser	die häufigste Höhe
0·64 mm	0·46 mm	0·70 mm	0·50 mm	0·62 mm	0·50 mm
Die Schwankungen		Die Schwankungen		die Schwankungen	
des Durchmessers	der Höhe	des Durchmessers	der Höhe	des Durchmessers	der Höhe
0·63—0·66 mm	0·45—0·47 mm	0·67—0·72 mm	0·50 mm	0·60—0·63 mm	0·48—0·52 mm
Verhältnis der Höhe zum Durchmesser		Verhältnis der Höhe zum Durchmesser		Verhältnis der Höhe zum Durchmesser	
1 : 1·39		1 : 1·40		1 : 1·24	
Rippenzahl (costulae)		Rippenzahl (costulae)		Rippenzahl (costulae)	
radii	interradii	radii	interradii	radii	interradii
11	23	16	25	17	25
12	16	17	24	17	25
12	24	17	25	17	25
12	25	17	25	17	26
12	25	17	25	17	26
12	26	17	25	17	27
12	27	17	25	17	27
12	27	17	25	17	27
12	28	17	26	17	27
12	29	18	26	18	25
13	24	—	—	—	—
14	23	—	—	—	—
15	22	—	—	—	—
die häufigste Zahl der		die häufigste Zahl der		die häufigste Zahl der	
radii	interradii	radii	interradii	radii	interradii
12	25 u. 27	17	25	17	27

Sie zeigen denselben morphologischen Typus bei ähnlicher Farbe und Zeichnung. Dagegen ist die Anzahl der *Costulae* größer als bei *Mamestra brassicae*. Das Ei besitzt etwa 17 Hauptrippen (gegen 12 bei dem vorigen Typus), die Zahl der Zwischenstrahlen



a

b

c

Fig. 1.

schwankt zwischen 24—26. Bei zahlreicheren Strahlen zählen auch die beiden zirkumpolaren Felderringe mehr Alveolen sowohl in der inneren, als in der äußeren Reihe (Fig. 1, c).

3. Auch an dem ähnlich gestalteten Ei von *Mamestra trifolii* (Fig. 1, b) lassen sich gewisse spezifische Merkmale nachweisen. Sein Durchmesser beträgt ungefähr 0.62 mm, entspricht demnach so ziemlich dem Durchschnittsmaß der Kohleuleneier; die Höhe beträgt hingegen zirka 0.50 mm, wie bei *M. splendens*. Das Ei von *trifolii* ist aber höher als bei den anderen Arten, so daß es kegelförmig erscheint. Die Strahlenzahl entspricht der *M. splendens*: 17 Radii und 25—27 Interradii. Auch die Mikropylarrosette nähert sich der genannten Art. Das hauptsächlichste spezifische Unterscheidungsmerkmal liegt eben in der Eiform.

Die Entwicklung der Raupe.

1. Die Raupe von *Mamestra brassicae*.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Anfangs grün, Kopf, Nackenschild und Basalflecke der Beborstung schwarz. Nach der ersten Häutung wird der Kopf hellbraun, und bekommt eine dunkle Zeichnung; es erscheinen dorsal und paradorsal fünf weiße Längslinien; die Zahl der Tastborsten nimmt zu. Später bekommt die Oberseite eine braunschwarze

Pigmentierung, am intensivsten an der ventral nicht deutlich abgesetzten *linea hypostigmatalis* und an den Rückenlinien, die allmählich obliterieren. Nachdem die Makel des *tuberculum tertium* am größten geworden ist, verschwinden sämtliche Borstenflecke. Schließlich treten bei älteren Raupen Schrägstriche, sowie dunkle Flecke über dem *tuberculum primum* und *secundum* auf. Auf dem achten, verschieden stark vorgewölbten Abdominalsegment erscheint eine charakteristische Hufeisenzeichnung. Die Körperfarbe ist grünlich oder braun.

Das erste Wachstumsstadium bis zur ersten Häutung.

Aus den im Freien gegen Ende August aufgefundenen Eiern (Westkarpaten) schlüpfen die Raupen zwischen dem 3.—4. September, aus Eiern aus dem Wiener Wald einige Tage später. Vom Ausschlüpfen bis zur ersten Häutung vergingen 7—8 Tage.

Frisch ausgeschlüpfte Räumchen sind 2—3 mm lang, weißlich, ziemlich durchscheinend. Der grüne Farbstoff erscheint allmählich, sobald die Raupe zu fressen beginnt, und zwar zuerst am Darmkanal; nach und nach verbreitet sich die grüne Färbung über den ganzen Körper. (Tafel 1, Fig. 1).

Der Kopf (Fig. 2 a, b.) ist dorsoventral abgeplattet, mehr breit als lang, sowohl vorne als von der Seite von ungefähr kreis-

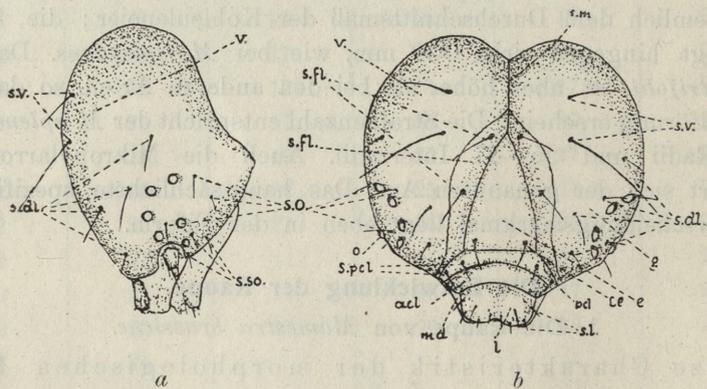


Fig. 2.

Kopfkapsel einer *Mamestra*-Raupe. a) Dorsalansicht, b) seitliche Ansicht. v = vertex, s. m = sutura metopica, g = genae, e = epistomum, pcl = postclypeus, acl = anteclypeus, l = labrum, md = mandibulae, o = ommata, scl fl. = sclerita fronto-lateralia, s. v. = setae verticales, s. dl. = setae dorso-laterales, s. fl. = setae fronto-laterales, s. so. = setae subocellares, s. pcl. = setae postclypeales, s. l. = setae labrales.

förmiger Gestalt. Der Kopf und das Nackenschild sind bräunlich-schwarz. Die Chitinplatte des Afterschildes ist ebenfalls durch starke Anhäufung des braunschwarzen Farbstoffes zwischen den Randborsten der Platte, wie auch längs ihrer Ränder charakteristisch. Zuweilen ist das ganze Analschild gleichmäßig schwarz. Unterhalb der Analplatte, bildet der Farbstoff am zehnten Abdominalsegment auf dem seitlichen, den After überdeckenden Lappen einen braunen Streifen, der sich vom Ende des Lappens bis zum Seitenrand des Afterschildes hinzieht. Weiter nach vorne biegt der Streifen fast rechtwinkelig nach unten ab und geht auf die Außenseite der Nachschieber über, wo er beinahe das Ende der Gliedmaßen erreicht und mit der Farbe der anliegenden Tuberkel zusammenfließt (fig. 3). Die Brustbeine sind überall schwarz gefärbt mit Ausnahme der Gelenke. Der Ansatz eines jeden Beines wird von einem größeren hufeisenförmigen Fleck

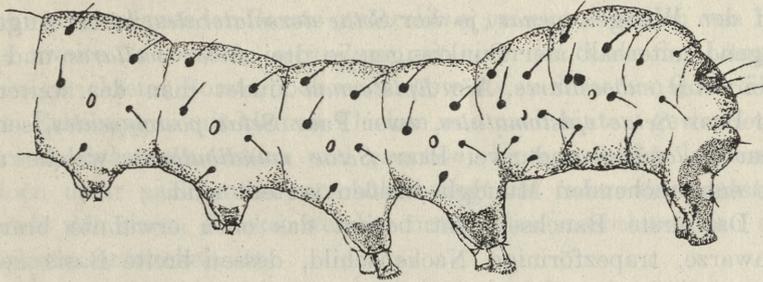


Fig. 3.

Das Hinterende einer *Mamestra*-Raupen. Seitliche Ansicht der letzten Segmente.

umfaßt, dessen Wölbung an der inneren, paramedianen Seite der Beine liegt, während die Arme den Ansatz des ersten Beingliedes umfassen und an der Außenseite der Bauchwand endigen. Parallel zu jenem Fleck liegt am Fuße des ersten Gliedes ein zweites, sichelförmiges Fleckchen mit kürzeren Armen, so daß sie nur von der Innenseite den Hüftenansatz umfassen. Die Hufeisen würden somit, nach der von Dampf¹⁾ angenommenen Terminologie auf dem den Hüften (*coxae*) und den *Processus corae* ent-

¹⁾ A. Dampf: Zur Kenntnis gehäusetragender Lepidopterenlarven. Zool. Jahrb. Suppl. 12. Heft 3. 1910.

sprechenden Beinteile liegen, die Sichelflecke auf den Schenkelringen (Trochanteren).

Außer der grünen Färbung und dem Fehlen von Längstreifung ist die Zahl und die Verteilung der sogenannten Tuberkel und Borsten (*setae*) für das erste Raupenstadium charakteristisch. In der diesbezüglichen Nomenklatur folge ich der von Kuznecow ¹⁾ angenommenen Bezeichnungsweise, insbesondere was den Kopf anbelangt, während ich bei den Brustsegmenten gewisse, in der Arbeit von Marie Ostreyko ²⁾ vorgeschlagene Bezeichnungen annehme (*tubercula pronotalia anteriora primum et secundum* und *t. pronot. posteriora primum et secundum*, außerdem *tuberculum primum, t. secundum, t. tertium, t. quartum*) und auch auf die folgenden Körpersegmente ausdehne.

An der Kopfkapsel bemerkt man zunächst in der Scheitelgegend jederseits je zwei *Setae verticales* (Fig. 2. a, b.), auf den Frontolateral-Scleriten je zwei *Setae frontolaterales*, weiter seitlich auf den Wangen (*genae*) je vier *Setae dorsolaterales*, in der Augengegend unterhalb der Punktaugen je drei *Setae ocellares* und je drei *Setae subocellares*. Am *Epistomum* findet man des weiteren ein Paar *Setae epistomatales*, zwei Paar *Setae postclypeales*, sechs Paar *S. labiales* und zwei Paar *Setae mandibulares*, welche auf die entsprechenden Mundgliedmaßen verteilt sind.

Das erste Bauchsegment besitzt das oben erwähnte braunschwarze, trapezförmige Nackenschild, dessen breite Basis nach vorne gekehrt ist. In der Mittellinie der Platte treten vorne und hinten zwei Längseinkerbungen deutlich hervor, wodurch der Nacken in zwei symmetrische Hälften geteilt wird. Das Nackenschild trägt acht Borsten, je vier auf jeder Seite, in zwei Querreihen angeordnet. Die warzenartigen Erhebungen, »Punktwarzen«, auf welchen die Borsten stehen und auch bei anderen Raupen z. B. bei *Plusia gamma* L. vorhanden sind, nennt M. Ostreyko *tubercula pronotalia*, wobei sie die beiden vorderen als *t. p. anteriora primum* und *secundum* und die zwei hinteren als *tubercula pronotalia posteriora primum* und *secundum* unterscheidet; als *prima* werden die oberen, der Mittellinie genäherten Punktwarzen

¹⁾ N. J. Kuznecow: Insecta Lepidoptera Bd. I. Petrograd 1915.

²⁾ M. Ostreyko: Materialien zur Morphologie und Biologie der *Plusia gamma* L. Travaux de la Société des Sciences et des Lettres de Vilno. Cl. mat.-nat. Tome 11. 1924.

bezeichnet, die beiden mehr seitwärts gelagerten als *secunda*. Die dunkle Färbung des Nackenschildes entsteht durch Verbindung des dunklen Pigments der Punktwarzen mit dem Farbstoff, der sich zwischen denselben nach und nach ausbildet. Seitlich, unterhalb des Nackenschildes, befindet sich ein durch einen Längsfleck markiertes *tuberculum suprastigmatale* mit zwei Borsten, von welchen die vordere längere nach vorne, die kürzere hintere nach hinten gerichtet ist. Vor dem Thorakalstigma liegt ein *tuberculum praestigmatale* mit dreieckigen Fleckchen und einer deutlichen Borste (vergl. Schema der Behaarung der *Mamestra*-Raupen, Fig. 4). Unterhalb desselben finden wir noch ein *tuberculum substigmatale* mit zwei Borsten; hier ist die vordere, nach vorn gerichtete Borste kürzer, die hintere länger und beide stehen auf einer gemeinsamen, länglichen Makel.

Auf dem zweiten Brustringe unterscheidet man oben, neben der Mittellinie eine Punktwarze mit kleinem Fleck und schwacher, nach rückwärts schauender Borste (*tuberculum primum*), seitlich von ihr eine zweite (*tuberculum secundum*) mit einer im Sinne der Längsachse gerichteten Borste, noch weiter abwärts, in derselben Querreihe, zwei Erhebungen mit kleinen Flecken und nach hinten gewendeten Borsten (*tubercula tertium* und *quartum*). Unterhalb der letzteren, jedoch mehr nach vorne verschoben, liegt das *tuberculum substigmatale* mit einem Flecke, welcher unter allen mesothorakalen am stärksten entwickelt ist.

Weiter folgt in der Hauptreihe das einborstige *tuberculum extrapodale*. In der zitierten Arbeit von M. Ostreyko erhielt es die Bezeichnung *tuberculum supraventrals*¹⁾. Da aber, wie ich dies weiter unten eingehender darstelle, ein *tuberculum supraventrals* vor der ersten Häutung an keinem Körperringe festzustellen ist und die Lage dieses Tuberkels an der Außenseite der Beine der Lage des *tub. extrapodale* der Bauchfüße entspricht, obgleich sie am Thorax ein wenig höher verschoben ist als am Hinterleib, so muß es als *tuberculum extrapodale* gedeutet werden, während ein *tub. supraventrals* erst nach der ersten Häutung zur Ausbildung gelangt. An der Innenseite der Brustbeine existiert noch eine

¹⁾ Auf der beigegebenen schematischen Figur heißt es aber *tuberculum extrapodale*, offenbar aus Versehen.

Schema der Behaarung der Mamestraraupen

		vor der I Häutig	nach der I Häutig	vor der Verpuppung
Thoracalsegmente	I			
	II			
	III			
Abdominalsegmente	I			
	II			
	III			
	IV			
	V			
	VI			
	VII			
	VIII			
	IX			
	X			

Fig. 4.

Zahlenerklärung: 1. tubercul. pronotale anterius primum, 2. tub. pronot. ant. secundum, 3. tub. pronot. posterius primum, 4. tub. pronot. post. secundum, 5. tub. suprastigmatale (a, b), 6. tub. praestigmatale (a, b), 7. tub. substigmatale (a, b), 8. tub. primum, 9. secundum, 10. tub. tertium, 11. tub. quartum, 12. tub. supraventr.ale, 13. tub. extrapodale (a, b, c), 14. tub. intrapodale, 15. a, b, c, d Afterschildborsten.

ganz winzige Erhebung mit einem Haar, das *tuberculum intrapodale*, welches auch am Prothorax vorkommt.

Eine ähnliche Lagerung der Tuberkel und Borsten finden wir auch am Metathorax. Auf dem oben beschriebenen, hufeisenförmigen Basalfleck am Hüftenansatz sämtlicher Brustbeine stehen vier Haare, auf dem Sichelfleck des Schenkelringes ein Haar. Diese Borsten sind im Unterschiede zu den übrigen fast farblos.

Nun wenden wir uns zu den Haartuberkeln der Abdominalringe. Auf den acht vorderen Segmenten befinden sich ständig fünf in zwei Querreihen orientierte Tuberkel, von denen jedes eine Borste führt. Insbesondere sind es in der vorderen Reihe, neben der Rückenlinie, das *tub. primum*, oberhalb der Atmungslöcher das *tub. tertium*, und unterhalb der Stigmen das *tub. substigmatale* (Fig. 4); in der hinteren Reihe das zwischen *tub. primum* und *tub. tertium* gelegene *tub. secundum* und das *tub. quartum*, welches genau vertikal über dem Stigma zu liegen kommt. Diese Nomenklatur der Tuberkel wurde hier deshalb angenommen, weil es sich aus der Vergleichung der oberhalb des *tub. substigmatale* liegenden Wärzchen mit großer Wahrscheinlichkeit ergibt, daß diese Wärzchen ihrer Stellung nach jenen, d. h. den Tuberkeln *primum* bis *quartum* entsprechen. Man kann leicht ersehen, daß die entsprechenden Borstenwarzen alternatim (also: das *tub. secundum* gegen *tub. primum*, *tub. quartum* gegen *tub. tertium*), eine Verschiebung erlitten haben, je nachdem die Segmente Atemlöcher besitzen oder nicht; am Thorax gibt es bekanntlich nur Vorderstigmen. So würde es also die einseitige oder zweiseitige Orientierung der primären Punktwarzen von der Anwesenheit oder vom Fehlen eines *Stigmas* direkt abhängen. Da sich nun die von Kuznetsov eingeführten Bezeichnungen bei den betreffenden Brustringen nicht anwenden ließen, so empfiehlt es sich, die Namen *tub. primum—quartum* zu gebrauchen.

Am neunten Abdominalring finden wir die gleiche Anordnung, es fehlt jedoch das *tub. primum*.

Unterhalb der behandelten Tuberkel befindet sich am ersten Abdominalsegmente eine Warze mit einer Borste, welcher auf den fünf folgenden Segmenten eine größere, schief gestellte Erhebung mit je zwei Borsten und einer länglichen Makel entspricht. Noch weiter unten, der ventralen Mittellinie angenähert, liegt das unansehnliche *tub. intrapodale*.

Die richtige Deutung der beiden vorher erwähnten einhaarigen unteren Punktwarzen des ersten Hinterleibsringes ergibt sich aus dem Umstande, daß am dritten und vierten Abdominalringe im Laufe der Entwicklung Haftbeine heranwachsen, welche in dem ersten Stadium noch sehr klein waren und zwischen dem Doppeltuberkel mit zwei Borsten und länglicher Makel und dem *tub. intrapodale* zu liegen kommen. Infolgedessen gelangt die Doppelwarze auf die Außenseite der entwickelten Bauchbeine und erweitert sich als *tub. extrapodale*, welches an den Beinen des fünften und sechsten Hinterleibssegmentes von Anfang an ganz deutlich ausgeprägt ist. In ähnlicher Weise dürfen auch die am siebenten, achten und neunten Ringe zwischen den *tubercula quarta* und *tub. intrapodalia* gelagerten Borstenwarzen als *tubercula extrapodalia* angesprochen werden. Diese unsere Deutung wird noch dadurch bestätigt, daß die von den Beinen weiter abgerückten Tuberkel, sowohl an den vorderen als auch an den hinteren Abdominalringen kleiner, die näher gelagerten aber (also am zweiten und siebenten Segment) größer sind und einen kontinuierlichen Übergang in die an der Außenseite des Beinansatzes liegenden Tuberkel aufzeigen. Wie man sieht, sind die gesamten Tuberkel der Brust- und Hinterleibssegmente, die von M. Ostreyko für dasselbe Wachstumsstadium als *tub. supraventralia* aufgefaßt wurden, als schwächer oder stärker entwickelte *tub. extrapodalia* zu deuten.

Auf diese Weise gelangen wir zu einem besseren Verständnis der auf den ersten Blick so komplizierten Anordnung der Borstenwarzen an den Segmenten des Raupenkörpers. Einige Schwierigkeit bieten nur der Prothorax und der letzte Abdominalring. Dieser letztere führt nämlich beiderseits auf der Afterplatte je vier Borstenhaare. Von diesen sind drei längs des Außenrandes angeordnet und eine steht paramedian fast in der Mitte des Analschildes.

An den die Afteröffnung überdeckenden Seitenlappen (*lobuli paranales*) findet man je eine ganz gegen ihr Hinterende gerückte Punktwarze. Je acht Tuberkel befinden sich jederseits an den Nachschiebern.

Die Raupe nach der ersten Häutung.

Die Länge nach der ersten Häutung betrug 6—7 mm; die Zeitdauer des zweiten Wachstumsstadiums betrug 7—8 Tage.

In dieser Zeit treten Veränderungen auf, sowohl in der Färbung der Raupe als auch in der Zahl und Anordnung der Tuberkel. Zum erstenmal erscheinen jetzt auf dem grünen Untergrund des Raupenkörpers weiße Längslinien (Taf. 1, Fig. 2). In der Benennung derselben folgte ich der Bezeichnungsweise Chr. Schröder's¹⁾, mit gewissen Ergänzungen von Kuznecov²⁾, bei ihrer topographischen Deutung dem Schema von Garbowski³⁾.

Median am Rücken erscheint zunächst eine *linea dorsalis*, die sich auf alle Körpersegmente erstreckt; neben ihr zwei andere, und zwar *linea suprastigmatalis* und *linea hypostigmatalis*. *Linea suprastigmatalis* beginnt ungefähr am *tuberculum pronotale posterius secundum*, läuft auf dem Meso- und Metathorax zwischen dem *tub. secundum* und *tertium*, an den Abdominalringen zwischen den oberen *tub. primum* und *secundum*, und den unteren *tub. tertium* und *quartum* und endigt beim achten Segment. *Linea hypostigmatalis* fängt ebenfalls am Prothorax, in der Gegend des Stigmas an, setzt sich an den beiden weiteren Bruststringen über das *tub. substigmatale* und ein hinter diesem neu entstandenes Borstenhaar fort, verläuft am Hinterleib zwischen den Atemlöchern und den *tub. quarta* oben und den *tub. substigmatalia* unten und endigt wie die vorige mit dem einzigen Unterschiede, daß sie weiter auf den achten Abdominalring übergreift und an diesem verschwindet.

Andere Veränderungen beziehen sich auf die Verteilung des braunen Farbstoffes. Die Kopfkapsel verliert ihre ursprüngliche schwarze Färbung und wird hellbraun. Das braune Pigment ist namentlich in der Scheitelgegend (*vertex*), seitlich von den *setae verticales*, weiter nach vorn in der Ocellargegend und bei der zentralen *sutura metopica* angehäuft, während der Rest der Kopfkapsel hell bleibt. Neben den Haaren sind jedoch ziemlich große schwarze Makeln deutlich sichtbar. Auch das Nackenschild des *Pronotum* verliert seine dunkle Färbung; es wird von leicht eingedrückten Linien begrenzt, die seine Ränder verfolgen. Der schwarze Farbstoff erhält sich nur an der Borstenbasis der *tubercula pronotalia*.

¹⁾ Chr. Schröder; Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung. Berlin 1894.

²⁾ A. a. O.

³⁾ Tad. Garbowski: Deszendenztheoretisches über Lepidopteren Biol. Centrabl. Bd. XV. 1895.

Die Anordnung der Warzen des Vorderbrustringes unterliegt keinem Wechsel. Am zweiten und dritten Brustring zeigt sich je ein neues einhaariges Tuberkel hinter dem *tub. substigmatale*. Dieses Tuberkel wurde von M. Ostreyko nach demselben Raupestadium der Gammaeule *tuberculum substigmatale posterius* benannt, in Unterscheidung von dem früher entwickelten *tub. substigmatale*, welches demnach als *tub. substigm. anterius* bezeichnet wurde; es ist kleiner als dieses. Ähnliche Borstenwärzchen treten zu gleicher Zeit an den Abdominalsegmenten auf, mit Ausnahme des 9. und 10., als *tubercula supraventralia*; man kann also auch die *tub. substigmatalia posteriora* der Brustringe als *supraventralia* identifizieren. (Fig. 4). Auf diese Weise würde zu den charakteristischen Merkmalen der Raupen nach der ersten Häutung, neben der Linienzeichnung und den Veränderungen in der Färbung, das Entstehen von supraventralen Tuberkeln an allen Körperringen mit Ausnahme der Vorderbrust und des 9. und 10. Hinterleibsringes zu zählen sein. An den ersten sechs Abdominalringen kommt außerdem je eine Borste in diesem Stadium zu den *tub. extrapodalia* neu hinzu. Somit besitzt nunmehr der erste Abdominalring in dieser Gegend zwei, die übrigen je drei Borsten (Fig. 4). An den beiden letzten Körperringen machen sich keine westenlichen Veränderungen bemerkbar; nur das Analschild, das vorher vom Farbstoff umrandet war, entfärbt sich. An der Basis des Schildes und der paranalen Lappen entsteht eine Anzahl unregelmäßiger Flecke.

Was die Entstehung der Basalflecke an den Borsten anbelangt, so sind sie anfänglich, gleich nach vollzogener Häutung, sehr klein, schwarz und rundlich. Nach einiger Zeit kommt ein brauner Farbstoff zum Vorschein und erstreckt sich von ihnen nach allen Seiten hin, so daß sich unter der Chitinbekleidung ein unregelmäßiger Fleck mit einer schwarzen, runden Haarmakel in der Mitte bildet. Erst später hört die Verbreiterung der Flecke auf und die Raupe gewinnt ihr typisches Aussehen.

Die Raupe nach der zweiten Häutung.

Das dritte Wachstumsstadium dauert 4—5 Tage. Anfangs sind die Räumchen 7 bis 7.5 mm lang.

In der Färbung gehen weitere Veränderungen vor sich (Taf. 1, Fig. 7). Zwischen der *linea suprastigmatalis* und der *linea hypo-*

stigmatalis wird eine dunkle Schattierung angelegt, die unten über der *linea hypostigmatalis* am dichtesten ist, so daß diese nach oben deutlich abgegrenzt erscheint. Diese Schattierung verdankt ihre Entstehung einem schwärzlichbraunen, auf dem grünen Untergrund zerstreuten Farbstoff und nur bei gewöhnlicher Betrachtung ohne Vergrößerungsglas ruft sie den Eindruck eines dunkelgrünen Streifens hervor. Der besagte Farbstoff tritt bei einzelnen Raupen in verschiedener Intensität auf, so daß man neben Exemplaren mit einem deutlich abgesetzten Streifen zwischen den Stigmatalinien, hell bleibenden, von dem vorigen Stadium gar nicht abweichenden Stücken begegnet. Gewöhnlich beginnt der dunkle Streifen am Mesothorax als ein kaum merklicher Schatten und verbreitert sich allmählich, so daß er vom ersten Abdominalsegment an fast den ganzen Raum zwischen den beiden Linien ausfüllt. Am achten Segment beginnt er zu schwinden, am neunten läßt er sich kaum noch feststellen. Dieser Farbstoff läßt die Atemlöcher und sämtliche Haarwarzen frei, so daß sie auf dem hellen, pigmentlosen Untergrunde um so deutlicher hervortreten.

Die Kopffärbung ist die gleiche wie im vorigen Stadium. In der Zahl und Anordnung der Borstenwarzen finden am ganzen Körper bis zur Verpuppung der Raupe keine weiteren Veränderungen statt (einige kleine Härchen, welche in den späteren Stadien auf dem Kopfe auftreten, können nicht weiter in Betracht kommen). Die Basalflecke der Borsten sind in diesem Stadium noch ziemlich groß. Zu den größten gehören jetzt jene der *tubercula tertia* an den Abdominalsegmenten und fallen an den Raupen zuerst in die Augen.

Die Raupe nach der dritten Häutung.

Das nunmehr folgende Wachstumsstadium dauert, wie das vorherige, 4—5 Tage. Am Beginn ist der Raupenkörper 10—12 mm lang.

Am deutlichsten sind die Veränderungen in der Färbung. Man kann sagen, daß die Raupen mit der Zahl der durchgemachten Häutungen dunkler werden.

Am Kopfe bildet der braune Farbstoff eine Art von Netz, dessen gelbe Maschen den Rest der ursprünglich hellen Grundfarbe darstellen, was man zuweilen auch nach der zweiten Häutung bemerkt.

Die weißen Längslinien, insbesondere *linea dorsalis* und *l. suprastigmatalis* unterliegen einer fortschreitenden Reduktion. Die bis jetzt gleichmäßig konturierten, weißen Längslinien zerfallen nunmehr in Reihen von weißen Flecken mit irregulär ausgefransten Rändern.

Auf der Rückenseite bildet sich die dunkle Pigmentierung immer stärker aus; nur die Haarwarzen und die Stigmen bleiben dabei ausgespart. Sonst bietet der Rückenteil im vierten Wachstumsstadium ungefähr dasselbe Bild wie vor der dritten Häutung. Es tauchen aber zwischen der Rückenlinie und der *linea suprastigmatalis* in zunehmender Anzahl weißliche unregelmäßige Flecken auf, die der Rückenseite einen Stich ins Graugrüne verleihen. Der dunkle Farbstoff sammelt sich unterdessen vornehmlich seitlich, an den weißen Flecken, welche nunmehr die Dorsal- und die Suprastigmatallinie zusammensetzen und infolgedessen eine deutliche dunkle Berandung bekommen. Im unteren Teil des von der *linea suprastigmatalis* und der *linea hypostigmatalis* eingefassten Raumes entwickelt sich der dunkle Farbstoff besonders stark, so daß zwei deutliche, grüne Bänder ausgebildet werden, ein dorsales, hellgrünes und ein dorsolaterales, dunkleres, das bei melanistischen Exemplaren nahezu schwarz werden kann. Die beiden Bänder sind in der Regel voneinander deutlich abgesetzt; namentlich der untere dunkle Streifen ist ungefähr in der Mitte des genannten Feldes fast geradlinig abgegrenzt. Dieses gewöhnliche Bild ist von besonderer Wichtigkeit, wie es aus der späteren Vergleichung mit Raupen anderer *Mamestra*-Arten erhellen dürfte: der Oberrand des dunkelgrünen Bandes entspricht nämlich topographisch genau einer bei anderen Arten ausgebildeten *linea epistigmatalis*, welche tatsächlich fast genau in der Mitte, richtiger gesagt, im mittleren Abstand von der Supra- und der Hypostigmatallinie verläuft. Hierbei würde im Vergleich zu der Kohleulenraupe das Vorhandensein einer *linea epistigmatalis* als das ursprünglichere Verhalten anzusehen sein, worauf der Umstand hinweisen dürfte, daß ich bei einer frisch geschlüpften Raupe bereits entwickelte weiße Seitenlinien vorfand, zwischen denen eine Epistigmatallinie ganz deutlich hervortrat. Dieses aberrative Exemplar müßte also in einer atavistischen, möglicherweise pathologisch bedingten Richtung gedeutet werden. Es ist nämlich von Interesse, daß die Raupe auch sonst ausgesprochen abnorme Merkmale pathologischen

Charakters zeigte, besonders schwach entwickelte Bauchbeine besaß, von Anfang an braun anstatt grün gefärbt war und noch vor der Häutung zugrunde ging.

Das dunkle Pigment überschreitet nur selten die *linea hypostigmatalis*, um auf die Ventralseite der Segmente hinüberzutreten. Tritt ein solcher Fall ein, dann bildet es eine deutliche Abgrenzung der besagten Linie von unten, was bei der Mehrzahl der Raupen zu fehlen pflegt. Die Linie selbst, die bis dahin wie die übrigen weiß war, wird jetzt grünlich-grau und geht ventralwärts in die gelblich-hellgrüne, zuweilen sogar ausgesprochen gelbe Grundfarbe der Bauchseite über. Infolge der geschilderten Farbverteilung unterscheiden sich die dorsale und die ventrale Seite des Raupenkörpers kontrastartig voneinander.

Die Borstenfleckchen unterhalb der Stigmen sind winzig, an den Beinen werden sie fast unkenntlich. Auch die Haare selbst werden beinahe farblos. Dem gegenüber treten die Borstenflecke bei *tubercula tertia* sämtlicher Segmente sehr deutlich als eine Längsreihe von Makeln hervor, welche die Stigmen an Größe übertreffen. Die Flecke an den anderen, oberhalb der Atmungslöcher liegenden Warzen sind zwar größer als die substigmatalen, erreichen jedoch nicht mehr die Dimensionen, die sie vor der dritten Häutung gehabt haben.

Die Raupe nach der vierten Häutung.

Zu Beginn dieses neuen, drei bis fünf Tage dauernden Wachstumsstadiums sind die Raupen 15—16 mm lang.

In der Färbung treten nur ganz geringfügige Veränderungen ein. Die weißen, longitudinal angereihten Flecke, in welche die ursprünglichen Längslinien sich aufgelöst haben, werden weiterhin beiderseits vom dunklen Pigment umrandet. Sie sind sowohl in der Länge als in ihrer Gestalt irregulär.

Die dunkle Tüpfelung zeigt eine Tendenz zu unregelmäßigem Zusammenfließen und geht in verschiedenartig geschweifte, am Rande ausgefrante, kurze Farbstoffbändchen oder in ein nicht genau zusammengeschlossenes Maschengebilde über (Taf. 1, Fig. 8).

Die Borstfleckchen sind schon überaus winzig und bleiben sichtbar dank dem Umstande, daß sie auf hellen, vom dunklen Farbstoff verschonten Feldern liegen.

Die Raupe nach der fünften Häutung.

Das sechste Wachstumsstadium dauert 6—8 Tage. Die Raupenlänge beträgt unmittelbar nach der Häutung 19—20 mm.

Zu dieser Zeit läßt sich eine weitere Reduktion der Längslinien beobachten. Die aus weißlichen Makeln zusammengesetzte, seitlich beschattete Rückenlinie verändert sich nur wenig; die *linea suprastigmatalis* hingegen ist mittels spärlich eingesprenkelter, sehr kleiner Fleckchen kaum noch angedeutet (Taf. 1, Fig. 9). Sie bleibt nachweisbar eigentlich nur infolge der beiderseits in die Grundfarbe eingestreuten dunklen Sprengelung. Die weißlichen Flecke, die sich vorher zwischen den Linien der Rückenseite zeigten, werden jetzt dichter und greifen auch auf die Ventralseite über, wo sie grünlichgelb und bedeutend größer werden, aber spärlicher gesät sind. Am Fuße der Borsten schreitet die Pigmentreduktion fort und die dunklen Fleckchen bleiben nur noch bei den *tubercula tertia* sichtbar. Das dunkle Pigment ist sonst in gleicher Weise verteilt wie vorher, so daß die Haarwärtchen und Stigmen weiterhin ausgespart bleiben.

Die Raupe nach der sechsten Häutung.

Die Raupen sind nach der Häutung 32 mm lang; die letzte Wachstumsperiode nimmt 7—11 Tage in Anspruch; bis zur Verpuppung erreichen die Raupen eine Länge von 45 mm.

Die Raupen dunkeln noch stärker nach. Auch unterhalb der *linea hypostigmatalis* tritt das Pigment reichlich auf. Bei manchen melanistischen Stücken wird die Unterseite dadurch genau so dunkelgrün, wie vorher die Oberseite; diese erscheint nunmehr fast schwarzgrün.

Die weiße Längsstreifung ist undeutlich geworden, die weißen Fleckchen sind als letzte Spur ehemaliger Längslinien ganz verschwunden. Nur die Pigmentanhäufung, die sie seitlich begleitete, deutet die Stellen an, wo sie früher verliefen und bildet ihrerseits eine dunkle Längsstreifung. Die helle weißliche Tüpfelung der Grundfarbe, die sich im früheren Stadium über den ganzen Körper erstreckte, obliteriert ebenfalls (Taf. 1, Fig. 10).

Des weiteren erscheinen um diese Zeit hellere Schrägstreifen, die vom hinteren Rückenteil der Segmente schräg nach vorne und unten verlaufen. Gewöhnlich ist ihr Verlauf so orientiert,

daß sie von der Gegend des *tuberculum secundum* eines gegebenen Körperringes die Stigmengegend des vorangehenden Segmentes erreichen. Die Schrägstreifung ist aber nicht an allen Segmenten in der geschilderten Weise ausgebildet. Die Striche können auf einzelne Segmente eingeschränkt sein und endigen dann stets vor dem Stigma ihres Leibringes. Beim *tuberculum primum* bemerkt man oft einen hellen, in gleicher Richtung verlaufenden Nebestreif, dieser ist aber klein und nicht immer deutlich ausgeprägt. An diesem Schrägstreifen ist der dunkle Farbstoff nur in geringer Menge vorhanden, oder fehlt gänzlich.

Diese schräge Rückenzeichnung wird noch durch Ausbildung von dunklen Begleitstrichen stärker betont. In geringer Entfernung von den dorsalen, entfärbten Punktwarzen entsteht dorsalwärts je eine Pigmentverdichtung in Form eines dunklen, hufeisenförmigen Fleckens, dessen Arme das von der Borste besetzte, helle Feld umgreifen. Nach beiden Seiten von den ersteren hin erstreckt sich, parallel zu dem hellen Strich, eine reichlichere Anhäufung der Pigmentsprenkel. Das helle Warzenfeld verbindet sich mit dem oben beschriebenen Schrägstreifen, ohne scharfe Grenzen zu bilden. Die dunklen Flecke neben den Borsten machen die jetzige Zeichnung des Raupenrückens jenen früheren Stadien ähnlich, auf welchen die Haarwarzen ebenfalls schwarzbraune Flecke besaßen. Diese Ähnlichkeit wird noch durch das Nackenschild verstärkt, welches gegenwärtig dicht mit schwarzbraunen Tüpfeln besetzt ist und von der hellen Farbe des Prothorakalringes scharf absticht.

Die geschilderte, aus hellen und dunklen Strichen bestehende Schrägzeichnung tritt an den vorderen Abdominalsegmenten auf. An den folgenden Körperringen macht sich eine zunehmende Verlängerung der hellen Streifen von den *tubercula secunda* zunächst schräg, dann unter deutlicher, knieförmiger Biegung quer gegen die Mittellinie des Rückens bemerkbar, so daß auf den hinteren Segmenten durch dorsale Verbindung jener Streifen hufeisenförmige Zeichnungen zustande kommen. Die Mittelfelder zwischen den Armen dieser Hufeisen werden von dicht gesäten, schwarzbraunen Tüpfeln eingenommen. Die beiderseitigen Arme der Hufeisenflecke, die auf den vorderen Segmenten schräg verlaufen, sind in der Richtung gegen das achte Hinterleibssegment immer mehr longitudinal gerichtet, parallel zu der früheren weißen *linea*

suprastigmatalis, welche durch die Ausbiegung der Hufeisenflecke eine Unterbrechung erfährt, bis sie schließlich unterhalb dieser Linie und parallel zu ihr verlaufen, so daß die Suprastigmatalinie die innere dunkle Abgrenzung der Hufeisenarme herstellt. Auf diese Weise geht die Schrägstreifung der vorderen Segmente allmählich in die Hufeisenzeichnung der hinteren über. Das neunte und das zehnte Segment besitzen keine Hufeisen.

Die hellen Flecke am Kopfe bilden ein charakteristisches Muster; auf dem ursprünglich ölgrünlichen Untergrunde liegen sie zu je 2—5 nebeneinander und sehen bei ihrer fast vollkommen runden Form wie Gruppen von Münzen aus, welche so dicht nebeneinander gelagert sind, daß die Ränder sich gelegentlich bedecken.

Die Brustbeine sind braun, behalten ihre hufeisenförmigen Basalflecke und hiermit den Habitus der frühen Entwicklungsstadien.

2. Die Raupe von *Mamestra splendens*.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Die Raupe ist anfangs grün, an den Primärborsten schwarz gefleckt, der Kopf und das Nackenschild sind braun. Nach der Häutung erscheinen die weißen Längslinien; die breiteste von allen, die *linea hypostigmatalis*, wird gelb. Später erhält die Oberseite eine braunschwarze Pigmentierung, mit kleinen weißen Fleckchen perlartig gesprenkelt; am stärksten ist sie oberhalb der Hypostigmatallinie und auch längs der drei Rückenlinien, welche in Fleckenreihen zerfallen. Noch später erscheint die Schrägstreifung, die schwarzen Borstenflecke der Bauchseite verschwinden, während die weißumrandeten dorsalen verbleiben. Körperfärbung grünlich oder braun.

Die Raupe nach dem Ausschlüpfen.

Die Räumchen schlüpfen am 17. und 18. August aus und maßen 3—4 mm. Das erste Wachstumsstadium dauerte sechs Tage.

Die Raupe ist nach dem Verlassen der Eihülle farblos, nur die Borstenflecken sind schwarzbraun; erst nachdem das Tier einige Zeit Nahrung aufgenommen hat, bekommt es eine grüne Färbung. (Taf. 1, Fig. 1).

Der Kopf ist ähnlich gestaltet wie bei *Mamestra brassicae*, hellgrün und besitzt nur in der Ocellargegend dunkleres Chitin. Auch die Beborstung ist der Zahl und der Anordnung nach ganz gleich. Die Borsten stehen auf schwarzbraunen Basalflecken, die besonders bei den *setae verticales*, *frontolaterales* und *dorsolaterales* sich von der hellen Grundfarbe gut abheben, weniger prägnant bei *setae ocellares* und *subocellares*. Die Haare der beiden letzteren Gruppen sind sehr klein, in jeder Gruppe in Doppelzahl vorhanden: erst in den letzten Stadien der Raupenentwicklung wird je eine dritte Borste in der Größe der anderen ausgebildet. Die Zahl und Anordnung der Beborstung der Mundteile stimmt mit der vorigen Art überein. Wie man sieht, ist die Zeichnung des Kopfes von jener bei der Kohleule ganz verschieden, erinnert dagegen an das *Brassicae*-Stadium nach der ersten Häutung.

Das Nackenschild ist ganz hell, mit Ausnahme des braunen Randes und ebensolcher Basalfleckchen der Haare. Auch das Afterschild ist ebenso gefärbt, mit dem Unterschiede, daß hier die Ränder zuweilen ungebräunt bleiben.

Es traten demnach bereits in dem jüngsten Stadium ganz ausgesprochene Unterschiede zwischen den beiden Arten auf. Sonst sind die Raupen einander sehr ähnlich. Die Brustbeine sind mit Ausnahme der Gelenke hellbraun. Man findet auch den uns bereits bekannten Sichel-fleck und eine Borste, ferner einen Hufeisenfleck und vier Borsten. Die Anordnung der primären Beborstung der Körperringe stimmt mit der für *Mam. brassicae* gegebenen Beschreibung genau überein (siehe dasselbe Schema in Fig. 4).

Die Raupe nach der ersten Häutung.

Die Körperlänge beträgt nach der Häutung 6—7 mm, das Stadium dauert 3—4 Tage.

Zunächst tritt am Raupenkörper eine weiße Hypostigmatalinie auf und zu gleicher Zeit eine Rückbildung des braunen Farbstoffes (Taf. 1, Fig. 2). Die Zeichnung der Kopfkapsel bleibt die gleiche. Die beiden Nacken- und Afterschilder entbehren fast gänzlich der Pigmentierung. Auf den Nachschiebern verschwindet die rechteckige Makel der Außenseite, ebenso an den *lobuli paranales*, und es bleiben nur die Borstenfleckchen übrig. An der

Außenseite der Bauchbeine verschwinden die großen, braunen Makeln im Gebiete der Extrapodalborsten. Die Zahl der Borsten vermehrt sich um je eine auf den ersten acht Abdominalsegmenten. Ferner erscheinen an den Ringen vom Mesothorax bis zum 8. Hinterleibsringe *tubercula supraventralia*; am prothorakalen *tuberculum substigmatale* erscheint ein zweites, sehr schwaches, kaum sichtbares Haar.

Die Raupe nach der zweiten Häutung.

Die Anfangslänge der Räumchen beträgt 10 mm. Die Dauer der dritten Wachstumsperiode beträgt durchschnittlich vier Tage. Die morphologischen Veränderungen dieses Stadiums sind geringfügig. Die weißen Längslinien (*linea dorsalis*, *suprastigmatalis* und *hypostigmatalis*) sind sämtlich gut ausgeprägt. Die Zahl und Anordnung der Primärborsten bleibt unverändert. Der Größenunterschied zwischen den oberhalb und unterhalb der *linea hypostigmatalis* gelegenen Tuberkeln wird unter zunehmender Verkleinerung der unteren immer stärker.

Die Raupe nach der dritten Häutung.

Die Räumchen sind gleich nach überstandener Häutung 14 mm lang; bis zur nächsten verstreichen drei bis vier Tage.

In der Färbung gehen vielfache Veränderungen vor sich. *Linea hypostigmatalis*, die breiteste unter allen Längslinien, wird rahmgelb; *linea suprastigmatalis* und *dorsalis* werden in wechselnden Abständen unterbrochen und zerfallen in verschieden lange, weiße Longitudinalflecke, etwa 6—7 auf jedem Körpersegment. Am ganzen Körper bedeckt sich der eintönig grüne Untergrund mit deutlichen unregelmäßigen, weißen Makeln. In Verbindung damit werden die schwarzen Haarflecke von weißen Ringen umsäumt. Ähnliche weiße Makeln begleiten auch ständig die Atmungslöcher. Die hart über der *linea hypostigmatalis* gelegenen, weiß umringten, schwarzen Tuberkularflecke sind weit größer als die Stigmen und fallen am meisten in die Augen, wozu die neue weiße Umrandung wesentlich beiträgt. Unter den unterhalb der Hypostigmatallinie liegenden Fleckchen sind jene an den Intrapodaltuberkeln und an der kopfwärts vorgeschobenen Borste der *tubercula extrapodalia* am kleinsten.

In halber Höhe des zwischen der *linea suprastigmatalis* und der *linea hypostigmatalis* sich erstreckenden Feldes bildet sich in der unteren Hälfte desselben reichlich schwarzbrauner Farbstoff, welcher die Zwischenräume zwischen den weißen Tüpfeln ausfüllt und ein zusammenhängendes Maschenwerk ausbildet: er begleitet geradlinig die obere Grenze des hypostigmatalen Bandes (Taf. 1, Fig. 3). Die weißen Ringe der Stigmen und der danebenstehenden großen Tuberkel werden ausgespart; somit liegen sie jetzt auf einem dunkelgrünen, weiß gescheckten Längsstreifen, welcher etwas breiter ist als das Band der gelben Substigmatalinie. Auch die fleckig unterbrochenen, oberen Seitenlinien und die Rückenlinie werden jetzt ebenfalls von dunkelgrünen Streifen eingefasst, so daß die weißen Teilflecke jener drei Linien auf dunkle, vom helleren Körpergrunde nicht scharf abgesetzte Längsbänder zu liegen kommen. Bei melanisierenden Exemplaren nimmt das dunkle Pigment fast die ganze Oberfläche der Raupensegmente ein, mit Ausnahme der *linea hypostigmatalis* und der weißen Tüpfelung.

Am Kopfe treten bereits nach der ersten Häutung nachweisbare, dunkelbraune Flecke auf dem Scheitel, zu Seiten der *sutura metopica* und über den Augen hervor. Sie haben dieselbe charakteristische Gestalt wie bei *Mamestra brassicae*. Sämtliche Kopfborsten sind gut sichtbar; ihre Basalmakeln sind klein, annähernd von der Größe der Basalfleckchen der *setae ocellares* und *subocellares*, welche in jeder Gruppe in Dreizahl auftreten.

An der Außenseite der Bauchbeine erscheint abermals der braune Farbstoff und bildet ebenso, wie bei frisch geschlüpften Räumchen, ganz ähnliche jedoch größere Basalflecke für die Borsten der *tubercula extrapodalica*. Auf den Nachschiebern entwickelt er sich aufs neue an der Außenseite bis zu den *lobuli paranales* und nimmt ein breiteres Feld ein als vorher, fehlt aber dort, wo der Hypostigmatalstreifen an der Außenseite der Nachschieber endigt.

Die Raupe nach der vierten Häutung.

Nach der Häutung betrug die Körperlänge etwa 16 mm; das fünfte Wachstumsstadium dauerte durchschnittlich fünf Tage.

Die weißen Flecke nach den ehemaligen Längslinien werden groß und abgerundet und stechen von der allgemeinen Körper-

farbe greller ab, indem das dunkle Pigment sich in reichlicheren Mengen ringförmig um dieselben anhäuft. Das nämliche gilt übrigens auch von allen anderen weißen Makeln. Die schwarzen Flecke werden dagegen weiß eingefärbt. Auf dem ersten und dem letzten Körpersegment fehlen sie. Auf diese Weise wird jetzt die Gesamtfärbung der Raupe greller und bunter. Der grüne Grundton schlägt um in einen braunen, wodurch auch die Farbwirkung des braunschwarzen Pigmentes verändert wird.

Bei dem nunmehr dunklen, weißgefleckten Rückenstreifen, beginnen am Ende der Segmente dunkle Schrägstriche, die schräg nach vorne über die *tubercula secunda* hinaus bis zu den Suprastigmatalstreifen hinabreichen. (Taf. 1, Fig. 4).

Am Kopfe findet eine Umkehrung des Farbenbildes statt. Im Gegensatze zu den früheren Stadien wird jetzt der Untergrund braun und führt die charakteristischen hellen Flecke. Die Basalflecke an den Borsten obliterieren fast spurlos. Die Brustbeine werden abermals, wie vor der ersten Häutung, braun.

Die Raupe nach der fünften Häutung.

Das sechste und letzte Wachstumsstadium nimmt bis zur Verpuppung fünf Tage in Anspruch. Die Raupen maßen nach der Häutung 25 mm und wurden um weitere 10 mm länger (bis 35 mm). Sie verpuppten sich in der Zeit vom 12. bis zum 15. September.

Die Körperfärbung geht in ein noch tieferes Braun über. Ein Teil der Raupen bleibt jedoch grün. Die Raupen der *Mamestra splendens* zeichnen sich demnach, wie bei *Mam. brassicae* durch Zweifärbigkeit aus, die sich prozentuell recht verschieden verhalten dürfte. Die braunen Raupen machen einen stärkeren Farbenwechsel als die grünen durch. Alle ihre weißen Flecke bekommen eine noch schärfer abgesetzte, fast schwarze Umsäumung. Von den Längslinien bleiben an den Körperringen nur noch wenige Flecke übrig. Der schwarzbraune Farbstoffstreifen über der *linea hypostigmatalis* umrandet dunkel die über ihm zerstreuten, weißen Makeln. Die Schrägstriche heben sich schärfer ab. Bei der Mehrzahl der Raupen beginnen sie auf dem dritten Brustsegmente und wiederholen sich auf den weiteren bis zum Afterchild. Hier endigen auch die dunkle Rückenlinie und die Su-

prastigmalstreifen: häufig münden sie in einen gemeinsamen Mittelfleck auf dem Schilde, der auch als ihre Verlängerung aufgefaßt werden kann. Das hypostigmatale Band beginnt hart am Kopfe und erreicht fast das Ende der Nachschieber; in der hinteren Partie wird es schmaler.

3. Die Raupe von *Mamestra trifolii*.

Kurze Charakteristik der morphologischen Entwicklung.

Die Raupe ist anfänglich grün, hat braunen Kopf und schwarze Borstenflecken. Nach der ersten Häutung erscheinen sieben weiße Längslinien, von denen die Hypostigmatallinie später sowohl bei grünen als auch bei braunen Exemplaren rötlich wird, und dann bei manchen erwachsenen Stücken abermals verblaßt. Die spätere dunkle Pigmentierung erstreckt sich hier zunächst auch auf die Bauchseite, und beschränkt sich später hauptsächlich auf die Oberseite. Auch bei dieser Art ist sie am intensivsten oberhalb der Hypostigmatallinie und an der Stelle der verschwindenden Rückenlinien. Bei älteren Raupen verschwinden auch die schwarzen Borstenflecken, es entstehen aber neue, schwarze Makeln bei *tuberculum primum* und an den Seiten der Luftflöcher. Es entwickeln sich auch Schrägstreifen und eine Hufeisenzeichnung auf dem zuweilen schwach vorgewölbten achten Hinterleibssegment, wie bei *Mamestra brassicae*. Auch hier gibt es grüne Raupen neben braunen.

Die Raupe nach dem Ausschlüpfen.

Die Raupen schlüpfen erst am 10. und 11. September aus. Zunächst messen sie nur 2,5 mm. Das erste Wachstumsstadium nimmt eine Woche in Anspruch.

Die Räumchen gleichen in diesem Stadium der vorigen Art. Der ganze Kopf ist mit braunen Makeln bedeckt, mit Ausnahme der hellen Streifen, welche von der *linea lambdaidea* über die *seta verticalis* symmetrisch zu beiden Seiten nach hinten zu verlaufen. Auch die Ocellargegend ist hell gefärbt. Die Zeichnung des Nackenschildes bilden braune Verbindungslinien, die sich parallel zu den Seitenrändern des Schildes von den *tubercula pronotalia anteriora secunda* zu den *t. pron. posteriora secunda* hinziehen

und die beiden *tub. pron. posteriora secunda* als Querlinie verbinden. Ein anderes Linienpaar verbindet in Form von diagonal gestellten Bogen die median am Vorderrande des Schildes befindlichen *tubercula pronotalia anteriora prima* mit den *t. pron. posteriora prima* in den Hinterecken. Auf diese Weise entstehen auf dem Nacken zwei V-artige Zeichen, deren Arme aus den seitlichen und den ausgebogenen Verbindungslinien bestehen. Das Analschild ist sehr stark pigmentiert, so daß bei manchen Exemplaren keine pigmentfreien Stellen an demselben zu finden sind. Die Brustbeine sind braun, die Bauchbeine führen große Flecke bei den *tubercula extrapodalia*; auf den Nachschiebern finden wir den uns bereits bekannten Fleck wieder, welcher vom Ende der Beine gegen die paranalen Lappen in Winkelform hinaufsteigt. Anordnung und Zahl der Tuberkel und der zugehörigen Borsten sowohl am Kopfe wie an den Körperringen wiederholen die für die vorigen Arten beschriebenen Verhältnisse.

Die Raupe nach der ersten Häutung.

Die Anfangslänge der Raupe beträgt etwa 5 mm. Das zweite Wachstumsstadium dauerte wie das erste ungefähr eine Woche.

Die Kopfzeichnung bleibt nach der Häutung unverändert. Die braunen Kopfflecke haben die für die vorigen Arten charakteristische Form. Es fehlen dagegen die Basalmakeln der Kopfborsten, oder sie bleiben höchstens als ganz schmale Ringe an ihrem Fuße erhalten. Das Nacken- und das Afterschild werden entfärbt; dasselbe gilt von den Brustbeinen, wenn auch in geringerem Grade. Die Bauchbeine verlieren ihre Flecke bei den *tubercula extrapodalia* und das zehnte Segment die charakteristischen Winkelflecke.

Die Zahl der Tuberkel und der Borsten verändert sich in ganz gleicher Weise wie bei den anderen besprochenen Arten. Unter den Basalmakeln sind jene an den *tubercula tertia* am größten.

Es treten ferner in diesem Stadium sieben weiße Längslinien auf, und zwar: eine *linea dorsalis*, zwei *lineae suprastigmatales*, zwei *l. hypostigmatales* und zwei neue Seitenlinien in halber Höhe zwischen den *l. suprastigmatales* und den *l. hypostigmatales*, welche nach dem Schema von Prof. Garbowski¹⁾ der zweiten Stigmatalis-

¹⁾ A. a. O.

d. i. der *linea epistigmatalis* entsprechen (Taf. 1, Fig. 6). Diese Linie verläuft vom *tuberculum poststigmatale* der Vorderbrust, unterhalb der *tubercula tertia* der weiteren Brustsegmente und oberhalb derselben auf den Abdominalringen und endigt am Außenrande des Afterschildes. Alle diese Linien heben sich sehr deutlich ab, da die Zwischenfelder ziemlich gleichmäßig vom braungelben Farbstoff eingenommen werden.

Die Raupe nach der zweiten Häutung.

Zu Beginn der dritten Periode sind die Raupen 9 mm lang. Die Periode dauerte ungefähr fünf Tage.

Nur geringfügige Veränderungen in der Zeichnung treten ein. Die Ränder der Längslinien werden ausgefranst, das bis dahin gleichmäßig verteilte Pigment lockert sich und es erscheinen auf dem dunklen Grunde hellere Fleckchen (Taf. 1, Fig. 11). Die Basalflecke der Tuberkel werden kleiner.

Die Raupe nach der dritten Häutung.

Die Raupenlänge beträgt nach der Häutung 12 mm. Das vierte Wachstumsstadium dauerte um einen Tag länger als das vorherige (gegen 6 Tage).

Sämtliche weiße Längslinien werden nach der Häutung grünlich, so daß sie sich vom Untergrunde schwer unterscheiden lassen. Dieser Farbenwechsel tritt an der Hypostigmatallinie am schwächsten hervor; doch bekommt diese Linie bei manchen Exemplaren schon jetzt einen Stich ins Ziegelrote. Das dunkle Pigment zerbröckelt immer mehr in isolierte, irreguläre Inseln (Taf. 1, Fig. 12). Die Parasetalmakeln werden noch stärker reduziert.

Die Kopfzeichnung bleibt unverändert. Auf dem Pronotal- und Analschilder erscheinen die braunen Makeln wieder, wie auch an der Außenseite der Bauchbeine. Auf den Nachschiebern ergießt sich das Pigment breit bis auf die *lobuli paranales*, mit Ausnahme der von dem Endstück des Hypostigmatalbandes eingenommenen Stellen.

Die Raupe nach der vierten Häutung.

Das fünfte Wachstumsstadium dauerte noch länger als das vorige, sechs bis sieben Tage. Zu Beginn sind die Raupen etwa 15 mm. lang.

Die jetzt eingetretenen Veränderungen sind sehr gering. Die *linea hypostigmatalis* wird bräunlich-ziegelrot oder blaß-ziegelrot, und zwar bei allen Exemplaren. An der Rückenlinie und zwischen der *linea epistigmatalis* und der *hypostigmatalis* entwickeln sich die sprenkeligen Pigmentflecken reichlicher als an anderen Körperstellen (Taf. 1, Fig. 13).

Die Raupe nach der fünften Häutung.

Auch dieses neue Wachstumsstadium wird gegen das frühere um einen Tag verlängert und nimmt sieben bis acht Tage in Anspruch. Die Raupen messen nach der Häutung gegen 35 mm.

Die Färbung der Raupe ändert sich in mancherlei Hinsicht. An der Ventralseite der Körperringe fällt zunächst eine bedeutende Reduktion der braunschwarzen Pigmentierung unterhalb der *linea hypostigmatalis* auf (Taf. 1, Fig. 14). Die Rückenlinie wird durch einen dunklen Längsstreifen angedeutet. Auf der Rückenseite der Raupe ist die dunkle Pigmentierung zwischen der *linea suprastigmatalis* und der *l. epistigmatalis* verhältnismäßig am schwächsten; die genannten Linien bilden infolgedessen sichtbare Grenzen zwischen den helleren und den dunkleren Longitudinalfeldern der Oberseite der Segmente. Über der Suprastigmatalinie, genau unter dem *tuberculum primum* ist der Farbstoff so stark angesammelt, daß eine große, dunkle Makel entsteht, die sich je nach der individuellen Intensität der Raupenfärbung in zwei Richtungen verlängern kann (Taf. 1, Fig. 15). Hinten krümmt sie sich sodann dorsalwärts und wird auf diese Weise zu einem Schrägstreifen. Im hinteren Körperteil begegnen sich diese segmentalen Schrägstreifen in der Mittellinie, so daß eine dorsale Hufeisenzeichnung entsteht, welches Bild am prägnantesten sich auf dem achten Abdominalsegmente entwickelt; auf weiteren Segmenten fehlt es. Zu beiden Seiten der Atmungslöcher stehen zwei ebenfalls recht auffällige, schwarze Makeln, nahe an der unter ihnen verlaufenden *linea hypostigmatalis*.

Auch bei der *Mamestra trifolii* wird der grüne Farbstoff braun, wie wir dies für *M. brassicae* und *M. splendens* festgestellt haben. Bei *M. trifolii* gesellt sich dazu noch eine Umwandlung der roten *linea hypostigmatalis*, welche nun braun wird. (Taf. 1, Fig. 15). Die Borsten sind jetzt entfärbt, ihre Basalflecke reduziert. Was

die Kopfzeichnung anbelangt, so geht hier bei einem Teile der Raupen eine Umkehrung der Farben vor sich, so daß der Grundton braun wird und in charakteristischer Weise hell gefleckt erscheint.

Allgemeine morphologische Charakteristik der Arten.

Aus der vorausgeschickten eingehenden Beschreibung der Raupenentwicklung bei den einzelnen Arten ergibt sich eine Reihe von Ähnlichkeiten neben spezifischen Unterschieden.

Die Arten unterscheiden sich, wie wir sahen, bereits durch die Beschaffenheit ihrer Eier, und zwar hinsichtlich der Größe derselben und in deren Dimensionen, der Zahl der Rippen, die für die äußere Skulptur maßgebend sind (vrgl. Tabelle I). Wesentlicher sind für uns die Unterschiede des Raupenstadiums. Die jüngsten Räumchen der *Mamestra brassicae* mit ihrer schwarzen Kopfkapsel und ebenso gefärbtem Nackenschild unterscheiden sich auf den ersten Blick von *Mam. splendens* und *trifolii*. Die letzteren unterscheiden sich voneinander dadurch, daß der Raupenkopf bei *M. trifolii* braun gefleckt ist, während diese Differenzierung bei *M. splendens* fehlt. *M. splendens* und *trifolii* unterscheiden sich ferner durch die Zahl der weißen Längslinien; *Mamestra splendens* besitzt, gerade wie *M. brassicae*, fünf Längslinien, *Mamestra trifolii* dagegen sieben Längslinien; doch ist es möglich, zwischen allen diesen Arten eine Verbindung herzustellen. Im Zwischenraume innerhalb der *l. suprastigmatalis* und der *l. hypostigmatalis* ist nämlich die Pigmentierung in der unteren Hälfte weit intensiver angesammelt und die obere Grenze seiner Verdichtung entspricht topographisch genau der Epistigmatalinie von *M. trifolii*. Von sonstigen Veränderungen kann die Beschaffenheit der *linea hypostigmatalis* erwähnt werden. Bei *M. brassicae* gleicht sie in der Färbung dem übrigen Körper und geht vorwiegend ohne deutliche Abgrenzung in den Grundton der Ventralseite über; bei *M. splendens* ist sie rahmgelb; bei *M. trifolii* braunrot gefärbt. Es muß noch bemerkt werden, daß bei *M. splendens* große, schwarze Flecke dorsaler Punktborsten bis zur Verpuppung persistieren, während sie bei beiden anderen vollständig verschwinden; dagegen treten neben gewissen dorsalen Borsten große Makeln von

anderer Herkunft auf, da sie durch den braunschwarzen Farbstoff gebildet werden.

Trotz der hervorgehobenen Unterschiede sind die Richtlinien der Raupenentwicklung bei allen drei Arten die gleichen. Bei allen lassen sich verwandte Phasen in der Entwicklung der Raupenzeichnung feststellen. Anfänglich treten große Basalflecke primärer Borsten und die weißen Längslinien als wesentliche Merkmale auf. Später werden die Rückenlinie und das subdorsale Liniennpaar teilweise zurückgebildet, und zwar unter gleichzeitiger Entwicklung der schwarzbraunen Pigmentierung, welche die Grundfarbe anfangs ziemlich gleichmäßig beeinflusst, nachher aber immer mehr in einzelne irreguläre Farbinseln zerfällt. Die Zone der stärksten Pigmentverdichtung liegt, wie wir uns überzeugt haben, über der *linea hypostigmatalis*, dann längs der drei Dorsallinien, zunächst zu beiden Seiten einer jeden, später an ihrer Stelle. In eine noch spätere Phase fällt die Bildung von dunklen Schrägstreifen in der Richtung von unten nach oben, in aufsteigenden Diagonalen, wie auch das Auftreten gewisser, schwarzer Subdorsalflecke.

Eine andere Reihe gemeinsamer Züge zeigt die Entwicklung der Bauchbeine und die Veränderungen im Verhalten der Tiere selbst, was weiter unten behandelt werden soll.

Recht typisch ist ferner die in der Lepidopterenordnung weit verbreitete Zweifärbigkeit des Raupenkleides bei *Mamestra*-Arten überhaupt: es gibt grüne und braune Raupen, je nach der Art in verschiedenem prozentuellem Verhältnis. So kommen z. B. nach Mitteilungen von Prof. Garbowski braune Raupen von *Mamestra persicariae* L. in allen Gegenden vor, wo er die Art beobachten konnte (Süd-Polen, Alpenländer, Bretagne), gehören aber überall zu Ausnahmen. Bei *M. brassicae* und *splendens* sind beide Farbvarietäten gleich häufig; bei *M. trifolii* scheinen die braunen Raupen zu überwiegen. Hat ein solcher Farbumschlag stattgefunden, dann verleihen dieselben schwarzbraunen Pigmentflecken, die einen hellgrünen Farbengrund in einen dunkelgrünen verwandeln, dem Körper eine braune Färbung in verschieden abgestufter Schattierung. Die Raupenfärbung hängt demnach schließlich von der Farbe des Untergrundes ab, auf dem die dunklen Pigmentsprenkel zerstreut sind, während die hellere oder dunklere Abtönung durch den Intensitätsgrad der Pigmentverdichtung abge-

stuft wird. Der Farbenumschlag setzt überwiegend von der Rücken-
seite ein und erstreckt sich allmählich auf die ventrale. Unter
Raupen der Kohleule begegnet man des öfteren Exemplaren, die
an der Bauchseite grünlich bleiben, während der Rücken rein
braun geworden ist (Taf. 1, Fig. 10). Eine ähnliche Braunfärbung
einer grünen Raupe beobachtete Hasebroek¹⁾ bei der Achateule
(*Brotolomia meticulosa* L.), welche zweifarbige Raupen besitzt, und
zwar unter dem Einfluß von Dunkelheit. Bei den *Mamestra*-raupen
kommt jedoch dieser Faktor gar nicht in Betracht, weil sämt-
liche Raupen in durchsichtigen Behältern im Laboratorium in
reichlicher Beleuchtung gehalten wurden²⁾.

Das Wachstum der Raupe und die quantitativen Verhältnisse der Entwicklung.

Bei einer Raupenzucht im Laboratorium bei Zimmertempera-
tur häuteten sich die Raupen von *Mamestra brassicae* sechsmal, die
von *M. splendens* und *trifolii* fünfmal. Das Larvalleben dauerte
bei *M. brassicae* 42—46 Tage, bei *M. splendens* 25—28, bei *M.*
trifolii 39—41 Tage. Das Verhältnis der Dauer der Wachstums-
stadien zwischen den Häutungen untereinander, sowie des ent-
sprechenden Zuwachses der Raupenlänge bei allen drei Arten er-
hellte am besten aus der untenstehenden tabellarischen Übersicht.
Aus dieser Tabelle, sowie aus dem zugehörigen Diagramm ersieht
man, daß die Zeitabstände zwischen den einzelnen Wachstums-

¹⁾ Hasebroek, Wie und was muß insbesondere der Schmetterlings-
sammler sammeln, züchten und beobachten, um seinen Fleiß der Wissen-
schaft nutzbar zu machen. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol., Bd. V, 1909,
Seite 294.

²⁾ Auch bei den Schwärmern gibt es Arten, wo ganz junge Räu-
pchen grün sind, während ihr letztes Kleid grün, braun bis schwarz werden kann.
Das bekannteste Beispiel ist die Gattung *Pergesa* Wlk., wo ausgewachsene
grüne Raupen zu Ausnahmen gehören. Interessant ist die letzte Mitteilung
von P. O. Heilbronn, vom Dezember 1928 (Intern. Ent. Zeitschrift, 22 Jg.,
Nr. 33), daß die einzige herangewachsene, ganz grüne (4.5 cm. lange) Raupe
von *P. elpenor* L. der vorjährigen Zucht binnen einer halben Stunde fast
rein schwarz geworden ist. Der Farbenwechsel grün—braun steht zweifellos
in enger Beziehung zu der raschen Verfärbung der Raupen von *Mimas* Hb.
(*Dilina* Dalm.) und zahlreicher Notodontiden, die vor der Verpuppung braun-
rot bis violettrot werden. Vgl. auch E. B. Poulton, Proc. Roy. Soc. Lon-
don. Bd. 38, 1884—85, Bd. 54, 1893, Trans. Ent. Soc. London 1892.

TABELLE II.

Art	Entwicklungsstadium	Anfangsdatum der Wachstumsstadien	Zeitdauer der Stadien	Raupenlänge zu Beginn der Stadien	Längenzuwachs im Verhältnis zum vorangehenden Stadium
<i>Mam. brassicae</i>	Ausschlüpfen	3-4. IX.	7-8 Tage	2.5 mm.	—
	I. Häutung	11. IX.	7-8 „	6-7 „	2.6 mal
	II. „	18-19. IX.	3-5 „	7-7.5 „	1.1 „
	III. „	21-24. IX.	4-5 „	10-12 „	1.5 „
	IV. „	25-29. IX.	3-5 „	15-16 „	1.4 „
	V. „	28. IX.—4. X.	6-8 „	19-20 „	1.2 „
	VI. „	4-12. X.	7-11 „	32 „	1.6 „
Verpuppung	15-19. X.			45 „	1.4 „
<i>Mam. splendens</i>	Ausschlüpfen	17-18. VIII.	6-7 Tage	3.5 mm.	—
	I. Häutung	23-24. VIII.	3-4 „	6.5 „	1.8 mal
	II. „	27. VIII.	4 „	10 „	1.5 „
	III. „	30-31. VIII.	5 „	14 „	1.4 „
	IV. „	4-5. IX.	5 „	16 „	1.1 „
	V. „	8-10. IX.	5 „	25 „	1.5 „
	Verpuppung	12-15. IX.			35 „
<i>Mam. trifolii</i>	Ausschlüpfen	10-11. IX.	7 Tage	2.5 mm.	—
	I. Häutung	17. IX.	7 „	5 „	2.0 mal
	II. „	22-24. IX.	5 „	9 „	1.8 „
	III. „	27-28. IX.	6-8 „	12 „	1.3 „
	IV. „	4-8. X.	7-8 „	15 „	1.2 „
	V. „	12-15. X.	7 „	25 „	1.7 „
	Verpuppung	19-23. X.			35 „

stadien bei sämtlichen Arten ungefähr gleich sind; in den Anfangs- und den Endstadien sind sie am größten, in den mittleren sind sie meist merklich kürzer. Über das Verhältnis der Körperlänge zur Dauer der Wachstumsstadien belehrt uns das Diagramm I, A;

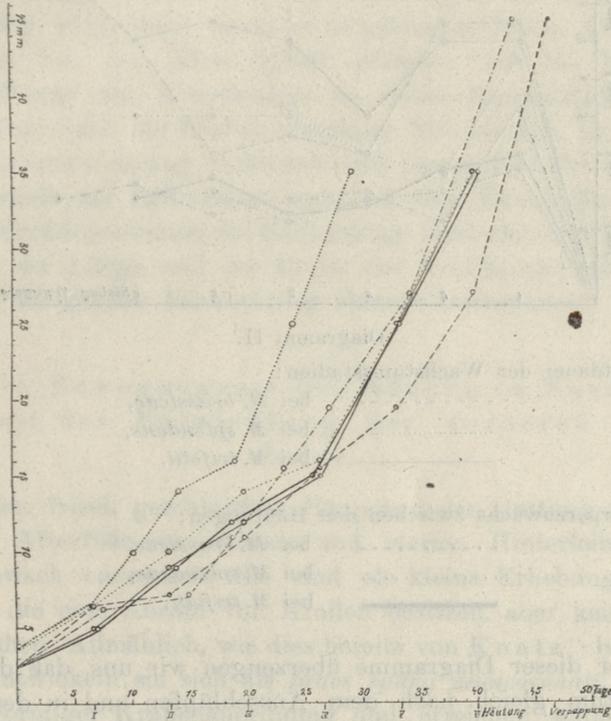


Diagramm I.

A. Das Verhältnis der Körperlänge und der Entwicklungszeit:

- bei *M. brassicae*,
- bei *M. splendens*,
- bei *M. trifolii*.

B. Das Verhältnis der Körperlänge und der Stadien:

- bei *M. brassicae*,
- bei *M. splendens*,
- bei *M. trifolii*.

das Verhältnis der Raupenlänge zu den Häutungen wird durch das Diagramm I, B dargestellt. Aus beiden wird die Ungleichmäßigkeit des Längenwachstums ersichtlich. Wenn wir den eigent-

lichen Zuwachs an Körperlänge, also die Länge während eines gegebenen Stadiums im Verhältnis zu dem vorhergehenden in Betracht ziehen, dann erhalten wir das Diagramm II, C. An der

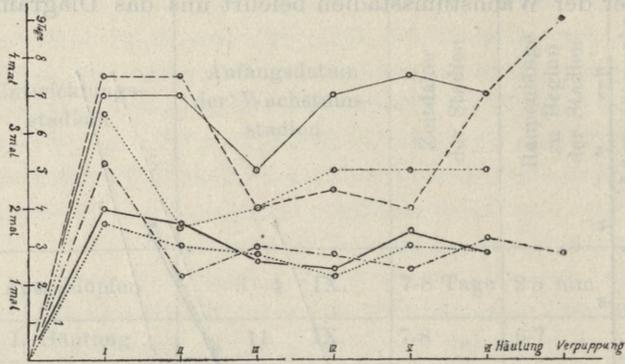


Diagramm II.

C. Die Zeitdauer der Wachstumsstadien:

- bei *M. brassicae*,
- bei *M. splendens*,
- bei *M. trifolii*.

D. Der Körperzuwachs zwischen den Häutungen:

- bei *M. brassicae*,
- bei *M. splendens*,
- bei *M. trifolii*.

Hand aller dieser Diagramme überzeugen wir uns, daß das Rau-
 penwachstum gleich nach dem Ausschlüpfen und in den ersten
 Stadien am intensivsten ist, in den weiteren nachläßt, um nach-
 her abermals zu steigen und zum Schluß noch einmal zu fallen.
 Es verhält sich somit mit dem Wachstum ähnlich wie in Diagr.
 II, D, wo der Zeitabstand der Häutungsstadien voneinander veran-
 schaulicht wird; man könnte vermuten, daß in beiden derselbe
 Faktor im Spiele ist, oder daß sie voneinander abhängen. Da aber
 die Länge der Raupen, wegen der verschiedenen Grade der Aus-
 streckung oder Zusammenziehung des Körpers, kaum geeignet
 ist, als Maßstab des Wachstumszuwachs in exakter Weise zu
 dienen, so wurde auch die Größenzunahme der Kopfkapsel, so-
 wohl in der Frontallänge als im Querdurchmesser (Breite) für
 jedes Wachstumsstadium gemessen, mit dem Ergebnis, daß auch
 in der Beziehung die Größenzunahme in den Anfangs- und

Schlußstadien am bedeutendsten ist, in den mittleren am geringsten (die Differenz ist aber hier nicht so groß und beträgt nur 0·08 – 0·16). Die Zunahme gleicht ungefähr einem Drittel des vorausgehenden Stadiums. Was die Verhältniszahl der Kopfgröße zur Körperlänge anbetrifft, so läßt sich sagen, daß sie fortschreitend größer wird, wenn auch nur in geringem Grade. Als Beispiel kann man hier von *Mam. trifolii* anführen, daß das Verhältnis der Kopflänge zur Körperlänge im ersten Raupenstadium 8·33, im sechsten (nach der fünften Häutung) 9·25 beträgt. Im Verlaufe der Raupenentwicklung verändert sich dieses Verhältnis deutlich nur innerhalb des Zeitraumes zwischen zwei Häutungen, wo bei stabilen Kopfdimensionen die Körperlänge zunimmt. Das Verhältnis zwischen der Länge und der Breite der Kopfkapsel selbst bleibt während der ganzen Entwicklung beinahe unverändert.

Über die Bewegungsart der Raupen im Zusammenhang mit der Entwicklung der vorderen Bauchbeine.

Bei den frisch geschlüpften Räumchen der Gattung *Mamestra* sind die Afterfüße am dritten und vierten Hinterleibssegment sehr schwach entwickelt. Sie sind als kleine Erhebungen differenziert, die eine Anzahl von Krallen besitzen, aber keine Funktion ausüben. Allmählich, wie dies bereits von Knatz¹⁾ beobachtet wurde, entwickeln sie sich als *pedes spurii semicoronati*, d. h. mit hufeisenförmiger Krallenanordnung und erreichen schließlich die Größe der hinteren Paare. Dieser Entwicklungsgang wird recht instruktiv durch das Verhältnis der Krallenanzahl an den heranwachsenden Beinen zu den Krallen der ausgebildeten Beine in den einzelnen Wachstumsstadien ausgedrückt. Als Beispiel diene uns die Entwicklung der vorderen Haftbeine der Raupen von *Mam. trifolii*, welche Tabelle III. illustriert.

Wir sehen, wie die Krallenanzahl sich allmählich der endgültigen Krallenarmatur annähert: anfänglich beträgt dieses Verhältnis 1·6, am Schlusse nur noch 1·1 (oder gar 1 beim zweiten Beinpaare). Die Zahl der Krallen ist übrigens ziemlich variabel, so daß in die betreffenden Rubriken je zwei Zahlen eingetragen werden mußten.

¹⁾ Vergl. Anm. 1, Seite 3.

TABELLE III.

Die Entwicklung der Bauchbeine und Schnelligkeit der Raupen von <i>Mamestra trifolii</i>								
Das Stadium	Die Krallenzahl der Bauchbeine				Die Schnelligkeit der Raupe in einer Minute	Körperlänge zur Zeit der Schnellkeitsmessung	Das Verhältnis des zurückgelegten Weges zur Körperlänge	Das Verhältnis eines Schrittes zur Körperlänge
	3. Hbsring	4. Hbsring	5. Hbsring	6. Hbsring				
Nach dem Ausschlüpfen . . .	5—5	4—5	8—8	8—8	100 mm	4 mm	25 mal	2·5
nach I. Häutung . . .	5—6	5—5	6—8	8—8	120 »	5 »	24 »	2·5
nach II. Häutung . . .	9—9	9—9	13—14	12—14	160 »	9 »	17 »	3·0
nach III. Häutung . . .	11—12	11—12	14—13	17—14	240 »	14 »	17 »	3·0
nach IV. Häutung . . .	14—15	16—17	20—19	21—22	280 »	16 »	17 »	3·0
nach V. Häutung . . .	18—17	21—20	21—22	23—21	500 »	25 »	20 »	3·0

In engem Zusammenhang mit der fortschreitenden Ausbildung der Vorderbeine ändert sich auch allmählich die Gangart der Raupe, und zwar bei allen beobachteten Arten in der gleichen Weise. In den Jugendstadien von der Ausschlüpfung bis zur zweiten Häutung gleicht die hastig schnelle Bewegungsart der Räupecchen vollständig dem Schreittypus der Geometriden. Die Raupen klammern sich mit den Krallenfüßen des fünften und sechsten Abdominalringes samt den Nachschiebern fest an, strecken den Vorderkörper aus, erfassen mit den Brustbeinen die Unterlage, heben die Bauchbeine von der früheren Anheftungsstelle ab, ziehen den Hinterteil des Körpers bis an die Thorakalbeine in Gestalt einer geschlossenen Schlinge heran, setzen hier die Haftbeine aufs neue in Funktion, und bereiten so einen neuen Schritt vor. Daraus resultiert die für die Spanner so charakteristische Gangart unter rhythmisch alternierender Geradstreckung und Rundkrümmung des Körpers.

Nachdem nach der zweiten Häutung die Ausbildung der Vorderbeine zusehends fortgeschritten ist, werden auch jene Körperkrümmungen schwächer, obschon die »messende« Gangart erhalten bleibt.

Nach der dritten Häutung werden die Beine noch vollkommener und die Rückenkrümmung beim Schreiten dermaßen abgeschwächt, daß die Raupe sich auch auf die vorderen Beine stützt. Bei schnellerem Gang finden auch jetzt noch geometroide Meßbewegungen statt, wobei aber der Mittelkörper weit weniger gehoben wird. Nach der vierten Häutung erreichen die Vorderbeine die Länge der hinteren und die Gangart entspricht noch mehr den Kriechbewegungen 16-füßiger Raupen. Während der Fortbewegung bemerkt man am Körper zwei deutlich abgesonderte Krümmungswellen. Der eine Bogen entsteht zwischen den Beinen des sechsten und zehnten Hinterleibsringes, wenn das Tier das Endsegment nach vorne anzieht. Nach Festheftung der Nachschieber verschiebt die Raupe die Haftbeine des 3.—6. Segmentes nach vorne, wobei ein zweiter weiterer Bogen zwischen den Brust- und Bauchbeinen zustande kommt. Sobald die letzteren die Unterlage erfaßt haben, wird der Thorax nach vorne gestreckt und die Serie der Kriechbewegungen beginnt von neuem. Nach der fünften Häutung ist die Bewegungsart der *Mamestra*-Raupen identisch mit jener der gewöhnlich 16-füßigen Arten.

Es erhebt sich die Frage, ob die Schnelligkeit der Fortbewegung bei dem sich vollziehenden Übergang von geometroider zur gewöhnlichen Schreitart geringer wird oder unverändert bleibt. Vergleicht man die Schnelligkeit bei frisch geborenen Raupen und nach den Häutungen, so ersieht man aus Tabelle III mit aller Deutlichkeit, daß die Raupen zur Zeit der rein geometroiden messenden Gangart bis zur zweiten Häutung etwas schneller schreiten, als bei normaler Bewegungsart späterer Stadien. Vergleicht man nämlich die durchschnittliche mittlere Bewegungsschnelligkeit der Raupe in der Minute mit ihrer Körperlänge und ermittelt daraus die dem gegebenen Stadium entsprechende Schnelligkeit, man bekommt vor und nach der ersten Häutung die Zahl 24—25, für Raupen nach der zweiten, dritten und vierten Häutung die Zahl 17, endlich nach der fünften und letzten Häutung als Beispiel wurde *Mam. trifoliä* gewählt — die Zahl 20; die letzte ist also etwas größer im vorhergehenden Stadium, bleibt aber hin-

ter derjenigen des Anfangsstadiums weit zurück. Die Bewegungsschnelligkeit erreicht also nach der zweiten Häutung niemals jene, welche bei rein geometroider Bewegungsart entwickelt wird. Dasselbe gilt auch für die Länge des Schrittes (siehe Tabelle III). Experimentell wurde die Schnelligkeit an Raupen gemessen, welche vor einem starken, absichtlich gewählten Lichtreize flüchteten

Über die Art und Weise der Nahrungsaufnahme.

Auch die Art der Nahrungsaufnahme zeigt bei *Mamestra* im Laufe des Raupenlebens eine Wandlung. Ungefähr bis zur dritten Häutung verzehren die Räumchen, wie es bei unzähligen anderen Gattungen der Fall ist, nur die Oberhaut und das darunter liegende Parenchym eines Blattes, ohne die Epidermis der entgegengesetzten Seite zu beschädigen, so daß an Blättern der Futterpflanze an den Fraßstellen durchsichtige, fast runde, mit einer Membran überzogene Fenster entstehen. Nach der dritten Häutung fängt die Raupe an, wirkliche Öffnungen auszufressen, jedoch stets in einer gewissen Entfernung vom Blattrande. Nach der vierten Häutung beginnen die Raupen an jeder beliebigen Stelle der Futterblätter zu nagen, also auch an den Rändern und fressen rundausgebuchtete Partien aus. Der Übergang der ersten Fraßart in die zweite findet jedoch nicht bei allen Exemplaren zur selben Zeit statt, bei den einen ziemlich früh, bei anderen bedeutend später. Die Raupen der Kohleule findet man im Freien, im Ackerbeetkohl, am Herztrieb fressend (»Herzwurm«), im Innern der Pflanzen. Leider habe ich keine Gelegenheit gefunden, den Gartenkohl in größerer Menge darauf hin zu untersuchen, um feststellen zu können, in welchem Stadium die Raupen zu dieser dritten Art der Nahrungsaufnahme übergehen. Im Laboratorium wurden die Raupen nur mit abgelösten Kohlblättern gefüttert.

Über das Verzehren von Eihüllen und Exuvien.

Die erste Nahrung der ausschlüpfenden Räumchen besteht wohl aus jenem Stück der Eihülle, welches diese neben der Mikropyle abnagen, um das Ei verlassen zu können. Später verzehrt die ausgekrochene Raupe die ganze Eihülle bis auf den unteren, fest angeklebten Teil. Von dieser Regel gibt es aber Aus-

nahmen. Es mag sein, daß die durch irgend einen Außenreiz gestörten Exemplare ihre Geburtsstelle verlassen und auf diesen ersten Nahrungsstoff verzichten. Ähnliches gilt auch für die abgestreiften Raupenhäute, die von jungen Raupen verzehrt werden, bevor sich die gehäutete Raupe nach der Häutung dem gewöhnlichen Pflanzenfutter zuwendet, eine unter Schmetterlingsraupen weit verbreitete Gewohnheit. Bei älteren Raupen schwindet sie allmählich und die Exuvien bleiben später unversehrt. Als Beispiel kann man die Raupen der *Mamestra brassicae* anführen. Nach den beiden ersten Häutungen verzehren sie die ganzen Exuvien mit Ausnahme der stark chitinisierten Kopfkapsel; nach der dritten Häutung wird ein Teil der Exuvien übrig gelassen, wenngleich es vorkommt, daß sie noch nach der vierten Häutung restlos verzehrt werden. Dem gegenüber wird die bei der fünften und sechsten Häutung abgestreifte Haut niemals angerührt.

Der Reinigungsreflex.

Bei sämtlichen drei Raupenarten konnte ich eine Reihe von Bewegungen beobachten, welche die Reinigung eines beschmutzten Körperteiles bezwecken. Die hinteren Segmente werden in der Weise gereinigt, daß die betreffende Stelle mit dem Kopfe oder den Mundgliedmaßen abgerieben wird, um die störenden Fremdstoffe zu entfernen. Die Kopfkapsel aber wird mittels der Brustbeine rein gerieben in ähnlicher Weise wie es Insekten verschiedener Ordnungen tun.

Reaktionsweise auf Tastreize.

An frisch ausgeschlüpften Räumchen, die gewöhnlich in größeren Gesellschaften nebeneinander sitzen, kann man häufig beobachten, wie sich einzelne Raupen plötzlich mit dem Vorderteil des Körpers gegen eine Nachbarin wenden und sie mit dem Kopfe stoßen. Dieses Verhalten wurde bei vielen anderen jungen Raupen beobachtet, und ich fand es bei jugendlichen Raupen von *Pieris brassicae* L., wie es bereits F'abre in seinen vielgelesenen „Souvenirs entomologiques“ beschrieben hat. Die Raupen der Gattung *Mamestra* besitzen — in ähnlicher Weise wie die Raupen von *Plusia gamma* L. — am Prosternum, hinter dem Kopfe Drüsen (*glandulae prothoracales ventrales*), die mittels einer Querspalte

auf einer Erhebung nach außen münden; die Ausführungsteile der Drüsen können dabei nach außen vorgestülpt werden, so daß die Erhebung größer erscheint. Ihre Sekrete sollen zur Abwehr vor gelegentlichen Angreifern dienen. Gereizte Raupen machen beißende Bewegungen mit den Mandibeln und entleeren eine grüne Flüssigkeit aus dem Munde ¹⁾.

Dieses Verhalten erklärt sich leicht als eine Form von Reizungsreaktion, sobald irgend eine Tastborste des Hinterleibes gereizt wird. Es genügt, daß nur eine einzige Borste — ungefähr vom sechsten Abdominalring angefangen — gereizt, z. B. von einer anderen herankommenden Raupe berührt wird, damit jene Bewegungsreaktion ausgelöst werde und die Tiere sich feindlich gegeneinander wenden. Bei Reizung der Kopfborsten und der vorderen Körperringe verläuft die Reaktion im umgekehrten Sinne; der Kopf weicht nach rückwärts oder zur Seite aus, je nach der Richtung des Reizes, so daß man sagen kann, daß eine Reizung der Tastborsten des Kopfes, des Thorax und des vorderen Hinterleibs bis einschließlich zum fünften Segment ein Zurückweichen, bezw. Ausweichen des Vorderkörpers verursacht, jene der hinteren Borsten dagegen stoßende Abwehrbewegungen auslöst.

Die obenbezeichnete Grenze am sechsten Segment zeigt manchmal gewisse Schwankungen. Wird z. B. nach dem siebenten Segment das sechste gereizt und nach diesem das fünfte, so gleicht die Reaktion des sechsten, fünften sogar vierten Segmentes derjenigen nach der Reizung des siebenten; der Störenfried wird fortgejagt.

Eine ähnliche Grenzenverschiebung der Reaktionsarten kommt auch dann vor, wenn die auf den fünften, vierten und dritten Abdominalring wirkenden Tastreize oft wiederholt werden. Zunächst weicht der Vorderkörper der reizenden Präpariernadel aus, stößt aber schließlich gegen sie vor. Wie bei anderen Momenten des Verhaltens finden auch hier bedeutende individuelle Schwankungen statt, sowohl in bezug auf die Lokalisierung des Wendepunktes der Reaktionsrichtung als auf die Zahl von Reizen, die einen Reaktionsumschlag auslöst u. s. w. Von Interesse ist auch die Reaktionsweise einer Raupe, welche zufällig auf einem Blatte

¹⁾ Siehe St. Kopeć: Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jahrbücher Bd. 36. 1918.

eine solche Stellung einnimmt, daß der Vorderteil die eine, der Hinterteil die andere Seite eines Blattes anfaßt, wobei der Körper hufeisenförmig gekrümmt wird; dies geschieht, so oft eine Raupe auf die andere Blattseite gelangen will. Wird sie nun in einem solchen Augenblick gereizt, dann weichen sowohl der hintere als der vordere Körperteil vor der Nadel zurück. Es soll hier noch bemerkt werden, daß bei Raupen, die sich in gewöhnlicher Lage befinden und an den hinteren Segmenten gereizt werden, die Aufregungsreaktion des Vorderkörpers ganz außerordentlich schnell erfolgt, während das Wiederannehmen der früheren Körperstellung weit langsamer vor sich geht.

Man wird auch bemerken, daß nach den ersten Häutungen die Muskelreaktion auf Reize eine allmähliche Abschwächung erfährt. Diese Umwandlung wird durch die während einer jeden Häutung eintretenden morphologischen und physiologischen Verhältnisse in hohem Grade dahin kompliziert, daß die Raupen offenbar außerstande sind, die gewohnten Muskelreaktionen auszuführen und sich deshalb entweder seitlich zusammenrollen oder die Flucht ergreifen.

Ganz kleine, frisch geschlüpfte Räumchen reagieren heftig nahezu auf jeden Tastreiz und fliehen erst nachdem die Reizung mehrmals wiederholt worden ist. Im Gegensatz dazu pflegt die typische Reaktion oder lediglich die Fluchtbewegung sich in fortgeschrittenen Wachstumsstadien erst nach mehreren Reizungen einzustellen. Wenn vor einer Häutung bloß an einer Borste gereizt wird, reagiert nur das betreffende Segment, indem es sich der Länge nach kontrahiert und anschwillt und sich erst nach Verschwinden des Reizes aufrichtet und zur Ruhe kommt. Wenn man also der Reihe nach sämtliche Körperringe reizt, kann man an jedem einzelnen eine gleiche Lokalkontraktion hervorrufen. Während der Häutungen kann es aber vorkommen, daß eine Raupe selbst 50 Reizungen reaktiv gar nicht erwidert.

Die oben beschriebenen Reaktionen werden ausschließlich durch Reizung der auf den Punktwarzen stehenden Borsten ausgelöst, woraus erhellt, daß diese Primärborsten typische Tast-sinnorgane darstellen. Daß dem so ist, kann man sich leicht durch Gegenproben überzeugen. So bleibt jedwede Reaktion aus, oder bildet wenigstens eine seltene Ausnahme, wenn die Körperhaut neben einer Punktwarze berührt wird, dagegen setzt sie

bei Berührung einer Sinnesborste augenblicklich in entsprechender Weise ein.

Wie wir sahen, besitzen einzelne Gruppen von Borstenhaaren die Fähigkeit, je nach ihrer Lage, nach der Reizung verschiedenartige Reaktionen herbeizuführen. Und zwar veranlassen die frontalgelegenen Kopfborsten ein Zurückschnellen des Vorderkörpers nach rückwärts, die seitlichen ein Ausweichen nach der entgegengesetzten Seite. So lösen auch Tastreize an den thorakalen und den vorderen Abdominalringen zweckmäßige Ausweichbewegungen aus, dagegen löst eine weiter kaudalwärts angewandte Borstenreizung vehemente Muskelreaktionen in der Richtung der Reizquelle aus. Zu diesen Feststellungen kommt noch die Tatsache hinzu, daß die an den Bauchbeinen, also in erster Linie an den extrapodalen Tuberkeln stehenden Borsten bei Beizung eine Kontraktion des betreffenden Haftbeines und Abhebung von der Unterlage herbeiführen; bei den Nachschiebern werden diese jedoch sofort kranialwärts vorgeschoben und so die Flucht der Raupe eingeleitet. Es stellt sich also heraus, daß auch bei Schmetterlingsraupen sehr viele motorische Handlungen¹⁾ als Reaktionen auf Erregungsfunktionen gewisser Gruppen von Sinnesborsten aufzufassen sind, wie dies von früheren Beobachtern für viele andere Insekten nachgewiesen wurde.

Reaktionsweise auf Erschütterungsreize.

Eine besondere Kategorie von Reaktionen folgt nach Erschütterung des ganzen Raupenorganismus.

Nach dem Ausschlüpfen und noch nach der ersten Häutung drehen die Räumchen bei heftigen Erschütterungen den Körper spiralig (siehe Fig. 5, i—m) und lassen sich vom Blatte, auf dem sie saßen, fallen, indem sie aber an einem gleichzeitig ausgespannenen Faden hängen bleiben. Nach einiger Zeit arbeiten sie sich wieder hinauf; die Spannerraupen führen dabei charakteristische Windungen aus. Dieses Emporwinden ist sehr interessant. Das Tier biegt den Körper abwechselnd nach der einen und der anderen Seite, ergreift zu gleicher Zeit abwechselnd mit einem rechten und einem linken Thorakalbein den Faden, an dem es

¹⁾ Über die Lokalisation verschiedener Handlungsfähigkeiten siehe die interessante Arbeit von St. Kopeć, A. a. O.

hängt, und wickelt ihn an den gegenüberstehenden Beinen auf, bis es oben angelangt ist. Jetzt wird der Faden durchgerissen und die Raupe bewegt sich frei auf der wiedergewonnenen Unterlage. Diese Fähigkeit, sich an einem Spinnfaden zur Erde herabzulassen und wieder emporzusteigen, ist für die Raupen von großem biologischem Wert, da sonst eine zu Boden gefallene, hinabgestoßene oder einfach herabgestürzte Raupe, besonders in zarten Jugendstadien, die Nahrungspflanze nur schwer wieder erreichen könnte: sie liefe Gefahr zugrunde zu gehen, da ja der Weg, den sie bis zu einer geeigneten Fraßstelle zurückzulegen hätte, ohnehin im Verhältnis zur Kleinheit des Tieres sehr bedeutend wäre. In späteren Lebensstadien hören die herangewachsenen Raupen auf, sich im Notfalle an Spinnfäden herabzulassen, sondern fallen einfach zu Boden, oder aber lassen nach Loslösung der Haftbeine bei festgeklammerten Nachschiebern den S-förmig gebogenen Körper nach abwärts hängen.

Auf feinere Tastreizungen antworten die Räumchen in den beiden ersten Wachstumsstadien durch ein plötzliches Erheben

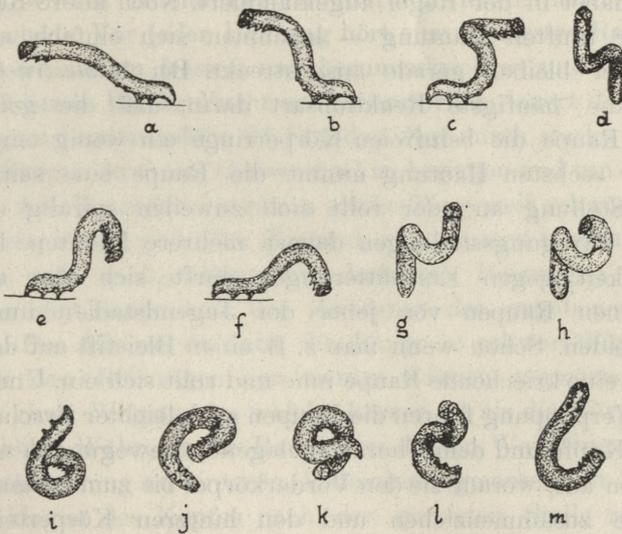


Fig. 5.

des Vorderkörpers. Dabei krümmt sich der Körper ziemlich scharf an zwei Stellen, und zwar unmittelbar vor den vorderen Bauchbeinen, wo er erhoben wird, und hinter den Brustbeinen, wo er

sich ventralwärts krümmt, so daß die Bruststringe horizontal, d. i. parallel zu der Blattunterlage orientiert werden. Oft beobachtet man noch eine dritte Krümmungsart in der Horizontalebene, woraus sich eine Reihe von Stellungsformen ergibt, wie sie die Figur 5 a — h veranschaulicht. Auch die Krümmung in der Körpermitte kann unter einem sehr scharfen Winkel erfolgen, so daß der Raupenkopf beinahe die Unterlage berührt. In diesen frühen Stadien sind die Tiere gegen Erschütterungen so empfindlich, daß die leiseste Berührung des Tisches mit den Zuchtgläsern mittels eines Bleistiftes genügt, um augenblicklich eine Reaktion auszulösen. Die oben beschriebenen reaktiven Abwehrstellungen dauern nur kurze Zeit, nicht über eine Minute, meist nur wenige Sekunden. Nach der dritten Häutung verharren die Tiere in den angenommenen Lagen etwas länger, bis zu 260 Sekunden, dabei wird aber der Vorderkörper nicht mehr so stark emporgehoben, wie vorher. Nach der vierten Häutung krümmt die Raupe bei leiser Erschütterung der Unterlage den Vorderkörper bogenförmig mit nach unten gerichtetem Kopf, und auch die vorderen Bauchbeine bleiben dabei in der Regel angeklammert. Noch ältere Raupen — nach der fünften Häutung — krümmen sich einfach nach der Seite, oder bleiben gerade ausgestreckt. Bei *Mamestra brassicae* besteht die häufigste Reaktionsart darin, daß die gerade gestreckte Raupe die beinfreien Körperringe ein wenig emporhebt; nach der sechsten Häutung nimmt die Raupe eine seitlich gebogene Stellung an oder rollt sich zuweilen spiralig ein. Die letzteren Erregungsstellungen dauern mehrere Minuten. Die Empfindlichkeit gegen Erschütterungen dürfte sich aber auch bei erwachsenen Raupen von jener der Jugendstadien nur wenig unterscheiden. Schon wenn man z. B. einen Bleistift auf den Tisch legt, hält eine kriechende Raupe inne und rollt sich ein. Unmittelbar vor der Verpuppung führen die Raupen nach leichter Erschütterung mit dem Kopfe und dem Thorax schlagende Bewegungen nach beiden Seiten aus, worauf sie den Vorderkörper bis zum ersten Bauchbeinpaare zusammenziehen und den hinteren Körperteil etwas emporheben, so daß nur die ersten Bauchbeine angeklammert bleiben; die Tiere rücken somit nicht von der Stelle. Die Raupen von *Mamestra splendens* und *trifolii* behalten hingegen bis zum letzten Stadium neben der Einrollung die Gewohnheit bei, den Vorderkörper bogenförmig und vertikal umzubiegen, wie es *M.*

brassicae in den mittleren Stadien tut. Allenfalls kommen hier bei der Mannigfaltigkeit spezifischer Schutz- und Abwehrstellungen und Bewegungen auch individuelle Unterschiede innerhalb einer jeden Art in Betracht, so daß auch diese gewissermaßen »verspätete« Reaktionsweise im Entwicklungsverlaufe der Raupen von *M. splendens* und *trifolii* nicht bei allen Raupen mit der gleichen Deutlichkeit ausgeprägt ist.

Das Verhalten der Raupen nach dem Ausschlüpfen und während der Häutungen.

Nachdem wir das normale Verhalten der *Mamestra*-Raupen im Verlaufe sämtlicher Fressperioden verfolgt haben, müssen wir noch den Besonderheiten in ihrem Verhalten während der Häutungen unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Die frisch geschlüpften Räumchen pflegen neben den verlassenen Eihüllen durch einige Stunden zu ruhen, bevor sie daran gehen, die im Ei zurückgebliebenen Dotterreste samt den Eihüllen aufzuzehren, wie es bereits bei Schilderung der Ernährungsweise erwähnt wurde. Vor jeder Häutung hört eine *Mamestra*-Raupe, wie alle Raupen, auf zu fressen und herumzukriechen und bleibt unbeweglich sitzen. Bei der Zucht im Laboratorium dauert dieser Vorbereitungszustand ungefähr 24 Stunden. Nur durch starke Reizung sind die Raupen zu einem Ortswechsel zu bewegen und tun dies sehr langsam. Auf Tastreize reagieren solche Tiere weit schwächer und nicht sofort, wie im normalen Zustand, sondern erst nach mehreren, ja einige erst nach zehnmal wiederholten Reizungen, je nach dem Alter der Raupe und der Zeitdauer des gegebenen Ruhestadiums. Des öfteren ist dann die Raupe so schwerfällig, daß sie sich nach den Reizungen nur wenige Schritte vorwärts bewegt und nach einer Wegstrecke, welche kürzer ist als die Körperlänge, stehen bleibt. Während die Raupen im dritten Wachstumsstadium auf Borstenreizung an hinteren Abdominalsegmenten mit heftigem Zurückschlagen des Kopfes nach der gereizten Stelle reagieren, beschränkt sich die Reaktion zur Zeit der Ruhepause vor der dritten Häutung darauf, daß sie sich von der Stelle, wo sie gestört wurden, ein wenig entfernen, oder — vor der vierten Häutung — sich nach wiederholter Reizung ein wenig zusammenziehen und nach einer weiteren Reizungsserie nur den Kopf

schwach seitwärts wenden. Beim Abstreifen der Haut beginnen die typischen Kontraktionswellen, die den ganzen Körper von vorne nach hinten durchziehen. Auch jetzt wird der Kopf von Zeit zu Zeit nach den Seiten gewendet. Nach 2—3 Stunden kann man an einzelnen Körperringen zunehmende Kontraktionschwellungen und Streckungen der Reihe nach wahrnehmen. Alle diese Bewegungen unterstützen die Loslösung des Körpers von der alten Haut, bis diese schließlich hinter der Kopfkapsel platzt und der mit einer neuen, ausgereiften Haut bedeckte Körper sich allmählich herauszuzwängen beginnt. Um die alte enge Kopfkapsel von der Frontalgegend des Kopfes zu entfernen, reibt die Raupe mit den Thorakalfüßen nach, bis die alte Chitinkapsel herabgezogen ist und wegfällt. Es folgen weitere wurmartige, rhythmische Bewegungen der Segmentalmuskulatur, welche das Herauskriechen der Raupe aus den Exuvien unterstützen. Mit den frei gewordenen Gliedmaßen faßt sie die Unterlage an, stemmt sich und der Häutungsvorgang ist bald vollendet.

Die nun eintretende Ruhepause dauert längere Zeit, eine halbe bis drei Viertelstunden. Das Tier verbleibt in der Regel an der Häutungsstelle sitzen, verzehrt sodann gelegentlich die Exuvien und beginnt an benachbarten Blattpartien zu nagen. Erst nachdem die Raupen alles von ihrem Standort Erreichbare verzehrt haben, kriechen sie weiter. Während dieser Bewegungen richten sich die Borsten empor. Sie kleben nämlich zunächst am Körper, dessen Oberfläche durch feuchte Sekrete besonderer Häutungsdrüsen schlüpfrig geworden ist, wodurch das Ausschlüpfen wesentlich erleichtert wird. Bald erlangt die Raupe ihr normales Aussehen.

Phototaxis.

Junge *Mamestra*-Räupchen dürfen im ersten Wachstumsstadium und sogar in der ersten Zeit nach der ersten Häutung zu phototaktisch positiven Organismen gezählt werden. Man kann leicht feststellen, daß sie sich in einem Glasbehälter an der einer Lichtquelle (Fenster oder elektrische Lampe) zugekehrten Wand ansammeln. Nach einiger Zeit jedoch tritt ein Umschlag in ihrem Verhalten ein, sie werden negativ phototaktisch und suchen die beschattete Seite des Behälters auf, besonders an der Unterseite eines Blattes. Die Tatsache, daß die Raupen stets die Unterseite

der Blätter wählen, ist ausschließlich durch den negativen Einfluß des Lichtes zu erklären, was man experimentell leicht nachweisen kann. Wenn man nämlich das Zuchtglas von unten beleuchtet und oben mit einem Deckel verdunkelt, begeben sich die Raupen auf die obere, schattige Seite der Futterpflanze. Wenn man Raupen in diesen mittleren Entwicklungsstadien auf die Tischplatte hinlegt, entfernen sie sich vom Fenster in fast geradliniger Richtung. Es findet also auch bei Schmetterlingsraupen mit zunehmendem Alter eine Umkehr ihres positiven Phototaktismus in einen negativen statt, wie bei zahlreichen anderen Arthropoden. Natürlich handelt es sich hier um eine Interpretation von relativem Charakter, worauf indessen an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden soll.

Orientierungsgabe in bezug auf Nahrung.

Um zu ermitteln, was für Faktoren beim Aufsuchen der Nahrung bei Raupen in Betracht kommen, wurden auf eine papierene, karierte Unterlage zwei bis vier Stück Kohlblätter hingelegt und in die Mitte je eine Raupe gesetzt. Nun sollten die von ihr eingeschlagene Richtung und der zurückgelegte Weg verzeichnet werden. Zu dem Behufe bedient man sich eines anderen in gleicher Weise karierten Blattes, und trägt den Weg auf einem nebenstehenden Tische ein, um jede Erschütterung der Raupen zu vermeiden. Wollte man nämlich auf demselben Tische zeichnen oder gar die Raupenspur auf der Unterlage selbst mit dem Bleistift verfolgen, so würde man durch die erste leiseste Berührung des Papiers mit dem Bleistifte die Raupe aufhalten und zur Annahme der für sie charakteristischen S-förmigen Abwehrstellung veranlassen. Aus den diesbezüglichen Beobachtungen, welche ich mit Raupen vor der erster Häutung angestellt habe, wurden Ergebnisse gewonnen, aus denen einige Tatsachen beispielsweise angeführt werden mögen. Von 20 Raupen der *Mam. brassicae*, welche einzeln auf besondere Papierbogen hingestellt wurden, erreichten zwölf die aufgelegten Blätter der Nahrungspflanze, sechs verließen die Unterlage ohne ein Blatt gefunden zu haben, zwei schlugen anfänglich die Richtung nach einem Blatte ein, änderten jedoch die Richtung in der Höhe des Blattes und verließen das Papier ebenfalls. Es zeigte sich hierbei, daß die Bewegungs-

richtung sich mit der Richtung der durch das Fenster einfallenden Sonnenstrahlen deckte, wobei gegen 75% der Raupen die der Lichtquelle entgegengesetzte Richtung einschlugen und nur 25% sich dem Lichte zuwandten. Die Kohlblätter wurden an den Rand der Unterlage so hingelegt, daß keine Raupe, die sich nur nach dem Lichte richten würde, ihr Futter erreichen könnte; trotzdem fand die Mehrzahl den richtigen Weg. Mit denselben Räumchen wurden ähnliche Experimente nach der ersten Häutung wiederholt, jedoch mit dem wesentlichen Unterschied, daß auf die Unterlage nur ein Blatt seitlich hingelegt wurde. Unter so abgeänderten Umständen fand in einer Beobachtungsserie von sieben Räumchen nur eine den Kohl; wenn sich aber auf der Unterlage vier Blätter befanden, wurden sie von der Mehrzahl derselben Tiere erreicht.

Beim Suchen der Nahrung wenden sich mithin die Raupen in erster Linie nach der Richtung der Lichtstrahlen, heben aber beim Kriechen häufig den Vorderkörper in die Höhe, als ob sie spähten und witterten, wohin sie sich wenden sollen. Erst bei einem solchen Orientierungsversuche gelingt es ihnen gewöhnlich, die Futterpflanze zu erreichen.

Die Polyederkrankheit.

Diese Krankheit beobachtete ich bei allen gezüchteten Raupenarten. Sie kann die Raupen sofort nach dem Ausschlüpfen und auf allen Entwicklungsstufen bis zur Verpuppung befallen und pflügt dann den größten Schaden anzurichten. Ihre Kennzeichen sind bei *Mamestra* die nämlichen, wie sie für *Plusia* und andere Gattungen beschrieben wurden. Die Raupe verliert alle Freßlust, bleibt unbeweglich sitzen, verfärbt sich und wird bald schmutziggelblich, zuletzt öffnet sich an irgend einer Stelle die durch die Krankheit zerstörte Haut, der zersetzte Körperinhalt entleert sich als eine hellbraune Jauche und die Raupe verendet; die schlaffen Körperreste bleiben mit einzelnen Bauchbeinen an dem Kohlblatt haften.

An kranken Raupen wird man bemerken, daß die normale Frist zwischen den Häutungen bedeutend verlängert wird; der pathologisch gestörte Organismus entwickelt sich eben langsamer. Bei gesunden Raupen vergehen niemals mehr als 8—9 Tage von

einer bis zur nächsten Häutung; angesteckte Tiere brauchen dazu 10—12 Tage, sterben aber meistens noch vor der Häutung ab.

Bei einzelnen Zuchten, die von Anfang an infiziert waren, ging die Mehrzahl der Räumchen sofort nach dem Ausschlüpfen zugrunde.

Allgemeine Ergebnisse und Schlüsse.

Wie es sich aus dem genauen Studium der Raupenentwicklung ergibt, läßt sich eine ganze Reihe von spezifischen Unterschieden zwischen den hier behandelten Arten feststellen. Sichere Unterscheidungsmerkmale treten bereits an den Eiern hervor (Größe und Rippenzahl) und bei den Raupen sind sie in allen Wachstumsperioden bis zur Verpuppung vorhanden; Puppe und Imago kommen bei dieser Untersuchung nicht in Betracht.

Morphologisch stehen die Raupen einander sehr nahe. Die hauptsächlichsten Unterschiede findet man in der Entwicklung der Pigmente. Die Jugendstadien sind durch schwarze Borstenmakeln auf einheitlich grünem Untergrunde charakterisiert. Erst nach richtiger, beziehungsweise berichtigter Homologisierung gewisser Gruppen der Punktwarzen konnte ein klares Bild der sich während der Raupenentwicklung abspielenden Veränderungsprozesse gewonnen werden. Nach der ersten Häutung erscheinen auf sämtlichen Körperringen, mit Ausnahme der Vorderbrust und der beiden letzten Hinterleibssegmente, *tubercula supraventralia*, sowie je ein Borstenhaar bei den *tub. extrapodal* auf sechs vorderen Abdominalsegmenten. Als erstes Zeichnungselement entstehen am Raupenkörper weiße Längslinien, fünf bei *Mam. brassicae* und *splendens*, sieben bei *Mam. trifolii*. Trotz dieses Unterschiedes läßt sich jedoch auch hier eine enge Verwandtschaft in der Verteilung eines sich später differenzierenden dunklen Farbstoffes nachweisen, der als ein breites Band über der *linea hypostigmatalis* angelegt wird und dorsalwärts bei den beiden ersteren Arten an derselben Stelle abgegrenzt ist wie bei der siebenstreifigen *trifolii*- Raupe. Bei sämtlichen Arten erscheint nachher eine schwarzbraune Pigmentierung in größter Verdichtung längs der Dorsallinien, um nach und nach ihre Stelle vollständig einzunehmen. In den Endstadien entstehen aus demselben Pigment die charakteristischen Schrägstreifen auf den mittleren Körperringen, sowie

große Flecke in der Gegend der Dorsalborsten. Die Reihenfolge in der Ausbildung der Zeichnungselemente stimmt demnach mit den Angaben A. Weismann's¹⁾ für Spingidenraupen überein.

In der Lebensweise und dem Verhalten der Raupen finden wir für *Mamestra* keine deutlich trennenden und systematisierbaren Artmerkmale. Sowohl in bezug auf die geometroide Bewegungsart und ihre Umwandlung in eine noctuidale als auf die Art der Nahrungsaufnahme (ausgenommen die Endophagie der Kohleulenraupe) und die Reaktionsweise auf Reizung der Sinnesborsten auf den Punktwarzen, gleichen sich die Arten vollkommen. Bloß in der Reaktion auf Erschütterungen ändert sich bei Raupen von *Mamestra brassicae* die durch den Reiz ausgelöste S-förmige Stellung später in eine Krümmung des Körpers in Form eines Bischofsstabes, während ausgewachsene Exemplare sich ringförmig zusammenrollen; bei den übrigen Arten bildet die zweite Reaktionsweise eine seltene Ausnahme. Diesen Unterschied könnte man durch besondere Momente der Lebensweise der Kohleule erklären. Erstens häuten sich ihre Raupen sechsmal und entwickelten sich bei mir länger als die anderen, zweitens pflegen herangewachsene Raupen sich in die Futterpflanze einzubohren und werden endophag.

Das Fehlen systematisierbarer Unterschiede im Verhalten der Raupen erklärt sich ohne Schwierigkeit durch einen Hinweis auf die Tatsache, daß hier fast sämtliche Bewegungsarten und Stellungen (Gangart, Reaktionen u. dgl.) in erster Linie von morphologischen Merkmalen abhängig sind. Die spezifischen Artunterschiede beschränken sich aber hauptsächlich auf Unterschiede in der Färbung und der Entwicklung derselben, woraus erhellt, daß auch im Verhalten dieser morphologisch und biologisch einander so nahe stehenden Arten keine wesentlichen Unterschiede auftreten. Zum Schluß wäre noch zu bemerken, daß sich aus dem Vergleich des Verhaltens von Raupen verschiedenen Alters die auffallende Tatsache ergibt, daß bei jungen Räumchen die Handlungsweise eine größere Mannigfaltigkeit aufweist als in den älteren Stadien.

¹⁾ A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie, 1923, Bd. II, Seite 162.

Vergleicht man die Entwicklung und Lebensweise von *Mamestra* mit der Entwicklung und dem Verhalten der Raupe von *Plusia* (*Phytometra*) *gamma*, sofern sie in der neueren Arbeit von M. Ostreyko¹⁾ studiert wurden, dann muß eine sehr weit gehende Übereinstimmung früher Wachstumsstadien in die Augen springen, namentlich in Rücksicht auf die Raupenfärbung von *Mam. brassicae*. Der einzige Unterschied würde in der Zahl der *setae verticales* bestehen (bei *Plusia gamma* drei starke und drei zurückgebildete, bei *Mamestra* zwei starke und vier zurückgebildete, nur in späteren Stadien nachweisbare Borsten). Tiefer greifende Unterschiede treten erst in späteren Stadien auf, insofern die beiden vorderen Paare der Haftbeine bei *Mamestra* die Stufe vollkommener Ausbildung erreichen, die *Gamma*-Raupe dagegen bis zum Schlusse zwölfbeinig bleibt und infolgedessen keine weiteren Veränderungen im Verhalten zeigt, wie sie bei *Mamestra*-Raupen auftreten müssen und ohne weiteres verständlich sind.

Schlußbemerkung.

Wie wir sehen, bilden die Raupen der Gattung *Mamestra* eine sehr interessante, intermediäre Gruppe, welche zwischen den sechzehnfüßigen Noctuidenraupen und den zehn- bis zwölffüßigen Spannerraupen die Mitte hält. Demgemäß betrachtet L. Knatz²⁾ die beiden Gruppen für nahe verwandt. Die Gewohnheit junger Raupen von *Mamestra*, auf gewisse Reize durch Annehmen einer S-förmigen Körperstellung zu reagieren, dürfte nach diesem Autor einen Rest der für die Geometriden typischen Schutzstellung, die auf Nachahmung von Zweigspitzen u. dgl. Pflanzenteilen hindeutet, darstellen. Da sich aber eine entwicklungsgeschichtliche Kontinuität zwischen den beiden Familien nach Ansicht von Knatz nicht nachweisen läßt, nimmt er an, daß diese sonst so verschiedenen Familien von gemeinsamen, und zwar spannerförmigen Ahnen abstammen. Die Frage, ob und inwiefern eine derartige Annahme richtig ist, könnte nur in einer besonderen Abhandlung erörtert werden.

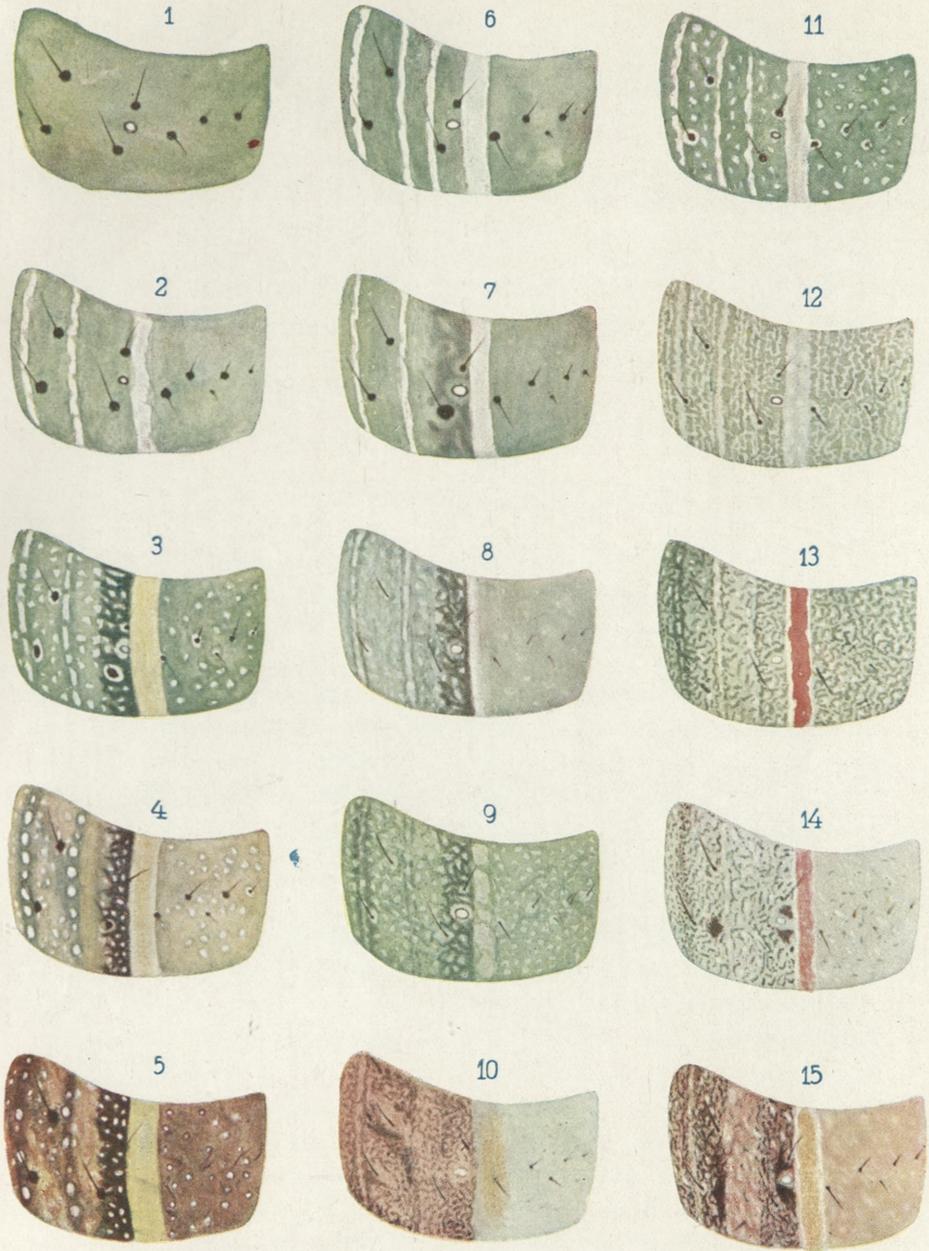
¹⁾ A. a. O.

²⁾ A. a. O.

Die vorliegende Arbeit wurde im Psychogenetischen Institut der Jagellonischen Universität auf Anregung des Leiters, Herrn Prof. Dr. T. Garbowski unternommen. Ich erlaube mir, Demselben an dieser Stelle für seine bereitwillige Förderung und vielseitige Hilfe meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Tafelerklärung.

1. 2	Hinterleibsring von <i>Mamestra</i> -Raupen nach dem Ausschlüpfen.
2. 2	» » » <i>brassicae</i> nach der 1. Häutung
3. 2	» » » <i>splendens</i> » » 3. »
4. 2	» » » » » » 4. »
5. 2	» » » » » » 5. »
6. 2	» » » <i>trifolii</i> » » 1. »
7. 2	» » » <i>brassicae</i> » » 2. »
8. 2	» » » » » » 4. »
9. 2	» » » » » » 5. »
10. 2	» » » » » » 6. »
11. 2	» » » <i>trifolii</i> » » 2. »
12. 2	» » » » » » 3. »
13. 2	» » » » » » 4. »
14. 2	» » » » » » 5. »
15. 2	» » » » » » 5. »



R. J. Wojtusiak pinx.

Czynność naczyń włoskowatych w związku z nastawieniem uwagi. — Les fonctions des capillaires en rapport avec la fixation de l'attention.

Note préliminaire

de M. **W. HEINRICH**, m. t.,

présentée dans la séance du 4 Février 1929.

Une série de recherches exécutées au Laboratoire de psychologie de l'Université des Jagellons à Cracovie, sur les rapports entre l'attention sensorielle et les fonctions des appareils d'accommodation, nous a appris que le fait de fixer l'attention sur les sensations procurées par un sens, s'accompagne de l'adaptation de ces appareils, tandis que la distraction de l'attention est suivie d'un état de relaxation complète de ceux-ci. Les observations mentionnées expliquent une série de phénomènes en rapport avec la fixation de l'attention sensorielle, toutefois elles ne nous renseignent pas sur l'ensemble du mécanisme psycho-physiologique de ce processus. Nous avons supposé depuis longtemps que les changements intéressant la circulation du sang dans les capillaires, sont également appelés à jouer ici un rôle important. En ce qui concerne les sens dépourvus d'appareils d'accommodation particuliers, comme les sens de la peau, les changements se produisant dans les capillaires, par conséquent la dilatation de ceux-ci, pourraient augmenter l'excitabilité de la partie irritée, par suite de l'afflux local du sang, devenu plus intense. En nous plaçant au point de vue subjectif, nous aurions alors affaire aux particularités des sensations que celles-ci manifestent lors de la fixation de l'attention; par contre, les phénomènes inverses entraîneraient une excitabilité diminuée dans le domaine physiologique, ainsi qu'une relaxation de l'attention dans le domaine psychologique.

Il était clair d'avance que les petites oscillations de la température dans la partie étudiée, se produisant à la suite de l'afflux augmenté du sang, pourraient servir d'indice révélant la dilatation des vaisseaux sanguins et qu'il serait possible de les mesurer à l'aide d'une pile thermo-électrique; aussi M^r Strzembosz, adjoint au Laboratoire, a-t-il entrepris des recherches sur ce sujet. Nous voulons citer ici les faits principaux, tels qu'ils résultent des recherches exécutées jusqu'à présent. M^r Strzembosz se propose de publier les résultats obtenus, après les avoir soumis à un examen systématique.

Les phénomènes observés.

Lorsqu'on applique une pile thermo-électrique sur une partie de la peau de la personne étudiée ou, ce qui est préférable, lorsqu'on l'enfonce très légèrement en exerçant une petite pression et l'on réussit ensuite à distraire complètement l'attention du sujet examiné en le faisant parler d'autres choses etc., de sorte que toute sensation tactile a disparu, puis quand on a noté la température qu'indique le thermoélément, on obtient ainsi un point de repère servant aux mensurations ultérieures. Si à présent nous recommandons à la personne étudiée de fixer l'attention sur la partie examinée, elle commence à percevoir après un moment une sensation douloureuse. Un instant avant l'apparition de cette sensation, l'aiguille du galvanomètre se déplace et indique ainsi que la température augmente, augmentation qui dure jusqu'au moment où la sensation a atteint le maximum d'intensité. Lorsque, les yeux de la personne étudiée étant fermés, nous la prévenons que nous la toucherons avec une fine baguette de bois à l'endroit où est appliqué la pile thermo-électrique, le fait de l'approcher ou de toucher la peau d'une façon à peine perceptible, suffit à faire monter la température, à la suite de la fixation de l'attention pendant l'attente.

La sensation tactile perçue à la suite de la tension de l'attention, dirigée du côté de la partie étudiée, disparaît facilement, lorsque l'attention est distraite, néanmoins la sensation douloureuse persiste encore pendant quelque temps. Ce n'est qu'après un laps de temps plus prolongé que la douleur disparaît, et le thermomètre indique que la température continue à être plus élevée.

Immédiatement après cependant, lorsque l'attention de la personne examinée est suffisamment distraite, on voit la température tomber au niveau primitif.

Le rapport entre la concentration de l'attention et la dilatation des capillaires, a servi à M^r Strzembosz de moyen pour étudier les différences individuelles qu'offre la faculté de fixer l'attention. Il put observer pour différents types psychologiques, les modifications que présentait la forme de la courbe, qui enregistrait pendant un espace de temps plus prolongé, les changements se produisant dans les capillaires, en rapport avec la faculté de concentrer l'attention.

M^r Strzembosz continuera ses recherches sur ce sujet.

Conclusions.

Les faits relatés ci-dessus nous apprennent que l'activité des nerfs sensitifs est accompagnée d'une circulation plus intense, que provoque la dilatation des capillaires dans la partie irritée. Il n'y a pas lieu de supposer que ce phénomène soit limité à la peau, car il doit s'étendre à tous les sens. L'adaptation de l'attention sensorielle trouve son équivalent non seulement dans celle des appareils d'accomodation, mais aussi dans l'adaptation des appareils nerveux récepteurs, grâce aux réactions des capillaires. L'appareil nerveux récepteur n'est cependant pas isolé, car il est en rapport avec le mécanisme nerveux central qui est lui-même fort compliqué. Il nous faut admettre par conséquent que des changements pareils des capillaires accompagnent également les fonctions du système nerveux central. Nous aboutissons ainsi à la conclusion que la circulation du sang n'est pas toujours uniforme dans ce système, mais qu'elle est plus intense dans les parties en état d'activité, par suite des changements que subit la lumière des capillaires. Les fonctions de certaines parties du cerveau seraient donc accompagnées d'une dilatation des capillaires, tandis que la contraction correspondrait à l'inactivité d'autres parties de cet organe. L'emploi de la pile thermo-électrique devrait permettre d'établir ces rapports réciproques. En qualité de spécialiste en ce qui concerne les recherches sur le cerveau, M^r le Dr. Rose entreprendra des études sur ce sujet.

Si nous examinons le côté psychologique de la question, nous aboutissons à la conclusion que la fixation de l'attention n'est pas seulement un phénomène sensoriel, car elle intéresse également le domaine mental.

Nos pensées se meuvent toujours dans une certaine sphère; les représentations en rapport avec elle émergent sans difficulté et les souvenirs ne se font pas attendre. Or, ces phénomènes psychologiques correspondraient à un fonctionnement plus intense de certaines parties du système nerveux central.

Le même état de choses permettrait de comprendre pourquoi l'attention est la condition d'une activité mentale satisfaisante.

La formation de centres d'activité dans le cerveau nous permettra de comprendre non seulement les fonctions normales, mais aussi les fonctions morbides. Or l'hystérie devrait fournir un matériel d'étude abondant, approprié à ce genre de recherches.

O orientacji przestrzennej gąsienic bielinka. — Über die Raumorientierung bei Pieris-Raupen.

Note préliminaire

de **M. R. J. WOJTUSIAK**

présentée, dans la séance du 4 Février 1929, par M. Hoyer m. t.

Im Laufe der Beobachtungsserien über die Raumorientierung bei Schmetterlingsraupen, welche von mir in den Sommermonaten 1927 durchgeführt wurden, hatte ich Gelegenheit, eine Reihe von sehr interessanten Tatsachen festzustellen, die ich teilweise in diesem vorläufigen Bericht mitteilen möchte. Die folgenden Angaben beziehen sich namentlich auf die Fähigkeit der Raupen, an den nämlichen Ort zurückzukehren, den sie vorhin beim Suchen von frischem Futter verlassen haben. Als ein sehr geeignetes Beobachtungsobjekt haben sich ganz junge, kaum 5 mm messende Räumchen des gemeinen Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.), erwiesen, welche in größten Mengen aus nahen Kohlbeeten beschafft werden konnten, oder aus eingetragenen Eigelegen schlüpften. Von Wichtigkeit ist hier der Umstand, daß die Raupen dieser Weißlingsart im Jugendalter gesellig leben, während von anderen Arten die Eier einzeln abgelegt werden.

Die Methode, deren ich mich bediente, um die Tierchen zum Verlassen der Futterpflanze zu veranlassen, bestand darin, daß Kohlblätter, welche mit dicht zusammengescharten Raupengesellschaften besetzt waren, rings um die von den Räumchen eingenommenen Stellen beschnitten wurden, so daß nur ein Blattstück von möglichst geringer Fläche (von einigen wenigen Quadratcentimetern) übrigblieb, worauf diese mit Raupen beladenen Ausschnitte auf Papierrechtecke von 22×28 cm gelegt wurden, die sich auf dem Beobachtungstisch in Fensterhöhe befanden.

Der Tisch stand nicht hart am Fenster, sondern in der Mitte des Zimmers, die Räumchen saßen auf der Oberseite der Blattstücke. Die kleinen, von allen Seiten angeschnittenen Stücke verloren rasch ihren Wassergehalt, verwelkten und trockneten in kurzer Zeit ein, besonders an heißen Augusttagen. Der Kohl wurde infolgedessen bald für die Raupen ungenießbar und so die erwünschte Zwangslage durch Nahrungsmangel herbeigeführt.

Die auf den Blattstücken befindlichen Räumchen fraßen anfangs ungestört weiter wie in normalen Verhältnissen; als aber das Futter anfang zu vertrocknen, begannen sie unruhig zu werden. Zunächst setzten sie sich in Bewegung und krochen auf dem Blatte in verschiedenen Richtungen herum, bis sie nach einiger Zeit den Versuch machten, auf das untergelegte Papier hinüberzukriechen. Diese Versuche blieben anfangs fast ergebnislos, und die Räumchen kreisten weiter auf dem Kohlstück umher. Erst nach Ablauf einer weiteren Frist fingen sie an, das welke Futter zu verlassen. Auf dem Papier entfernten sie sich anfangs nicht weit von ihrem bisherigen Aufenthaltsort, allmählich wagten sie sich immer weiter hinaus, einige Zentimeter oder mehr von ihrer Stätte. Das Verlassen des welken Kohls und alle dabei ausgeführten Bewegungen trugen deutlich den Charakter der »Beunruhigung« und des »Suchens« nach frischem, geeigneterem Futter. Die meisten Raupen kehrten indessen nach einigen oder mehr Minuten vergeblichen Suchens zu dem verlassenen Blattstücke zurück, um es nach einem weiteren Zeitraum abermals zu verlassen. Dabei zeigte es sich, daß die Rückkehr nur dann erfolgen kann, wenn sich ein Räumchen nicht weiter als 10 bis 13 cm vom Blatte entfernt hat. In anderen Fällen finden die Räumchen den Weg nur sehr selten zurück und dann immer nur nach langem Herumirren in verschiedenen Richtungen.

Am besten können diese Verhältnisse durch die zwei folgenden Zeichnungen illustriert werden, welche ich der während der Beobachtungen entworfenen Skizzenserie entnehme. Die von den Raupen besetzten Blattstücke sind in der Mitte in ihren Umrissen angedeutet. Der Übersichtlichkeit halber sind einzelne von den Räumchen zurückgelegten Wege in punktierten Linien nachgezeichnet, um allzu verworrene Schängelungen zu vermeiden. Die stark eingetragenen Pfeillinien bezeichnen die Richtung der durch das Fenster hereinfallenden Lichtstrahlen (diffuses Tageslicht).

Betrachten wir nun die überaus mannigfaltigen Wege, welche die Räumchen auf ihren Wanderungen zurücklegen, so können wir ohne Schwierigkeit gemeinsame Züge und Verhaltensnormen herauslesen.

Die wesentlichen Momente des Verhaltens lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen.

1. In der weitaus überwiegenden Zahl der Fälle pflegt ein Räumchen, welches sich, wie bereits oben bemerkt wurde, wenig über 10 cm von der versiegenden Nahrungsstätte entfernt hat, umzukehren, und gelangt zum Ausgangsort zurück, wobei der Rückweg sich niemals, oder fast nie mit dem vorher begangenen vollständig deckt, sondern in verschiedener Entfernung von demselben einen anderen Verlauf nimmt. Ein Exemplar, welches weiter als 10—13 cm weggekrochen ist, kehrt nur in Ausnahmefällen zum Blatte zurück und der Rückweg ist dann außerordentlich kompliziert. (Fig. 1, e, 2, a).

Die Fähigkeit, den Weg zum Ausgangsort wiederzufinden, kann somit nicht dadurch erklärt werden, daß sich das Tier an einem während des Vorwärtsschreitens ausgesponnenen und an die Schreitbahn angehefteten Faden orientiert, wie dies bei so zahlreichen anderen gesellig lebenden Heterocerenraupen der Fall ist, die sich beim Zurückschreiten einer solchen silbernen Spur bedienen, wie z. B. die Raupen von *Thaumatopoea*¹⁾, *Euproctis chrysorrhoea* L.²⁾, oder des Goldafters (*Porthesia similis* Fuessl.), die im Psychogenetischen Institut in Menge gezüchtet wurden. Eben- sowenig kann man den Vorgang auf orientierende Wirkung einer der beschrifteten Bahn anhaftenden Geruchspur zurückführen, da sich der Hin- und Rückweg bei unseren Räumchen nie genau decken, sondern oft völlig voneinander abweichen.

2. Diese Frage ergibt sich gewissermaßen aus der sehr stark ausgeprägten Abhängigkeit der Richtungen, in welchen sich die Tiere sowohl beim Suchen nach frischem Futter als nach der Umkehr (wenn ein längeres Vorwärtsschreiten fruchtlos blieb) bewegen, von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, die durch das Fenster den

¹⁾ J. H. Fabre: Souvenirs Entomologiques. VI. Ed. 1922.

²⁾ P. Degeener: Der sog. Phototropismus der Raupen und sein biologischer Wert. Zeitschr. f. Allg. Physiol. Bd. 19. 1921.

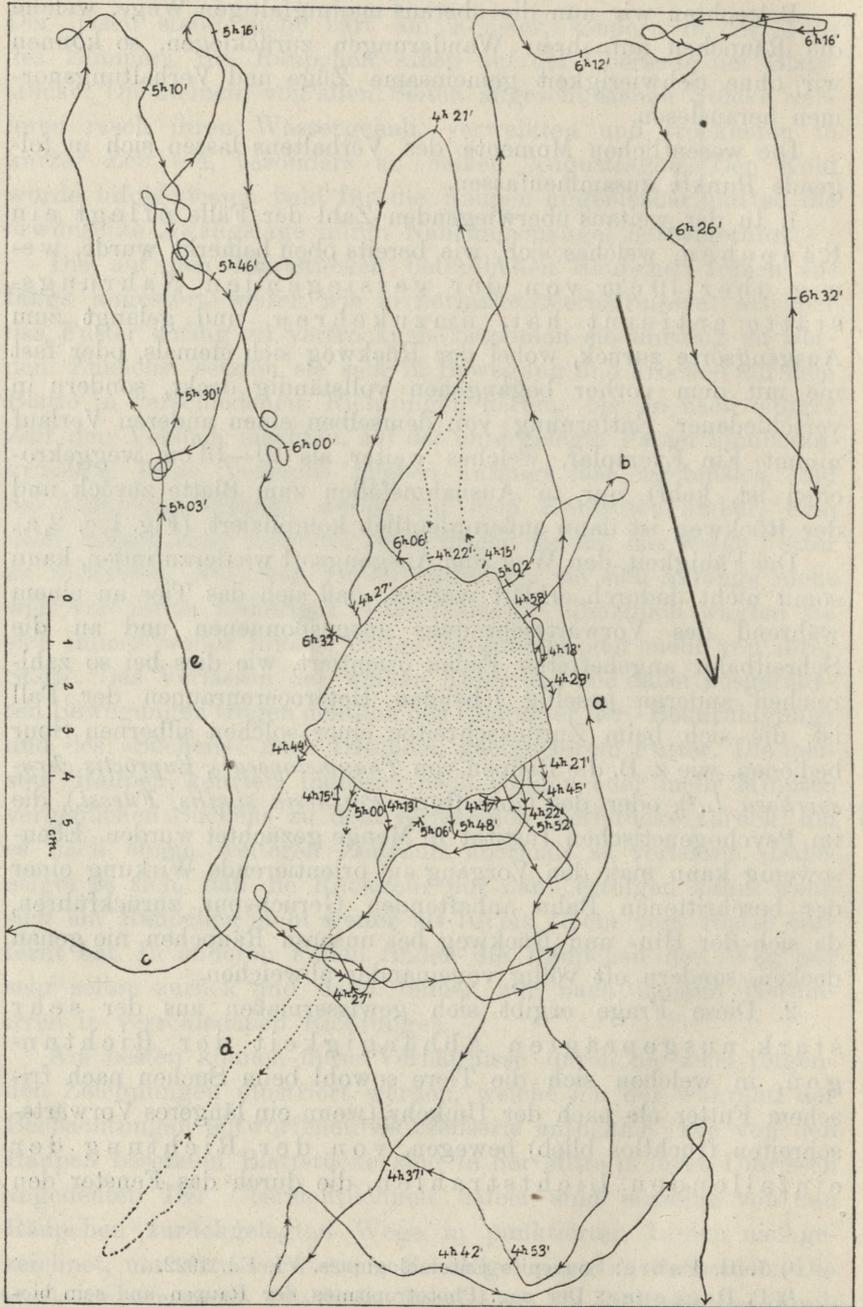


Fig. 1.

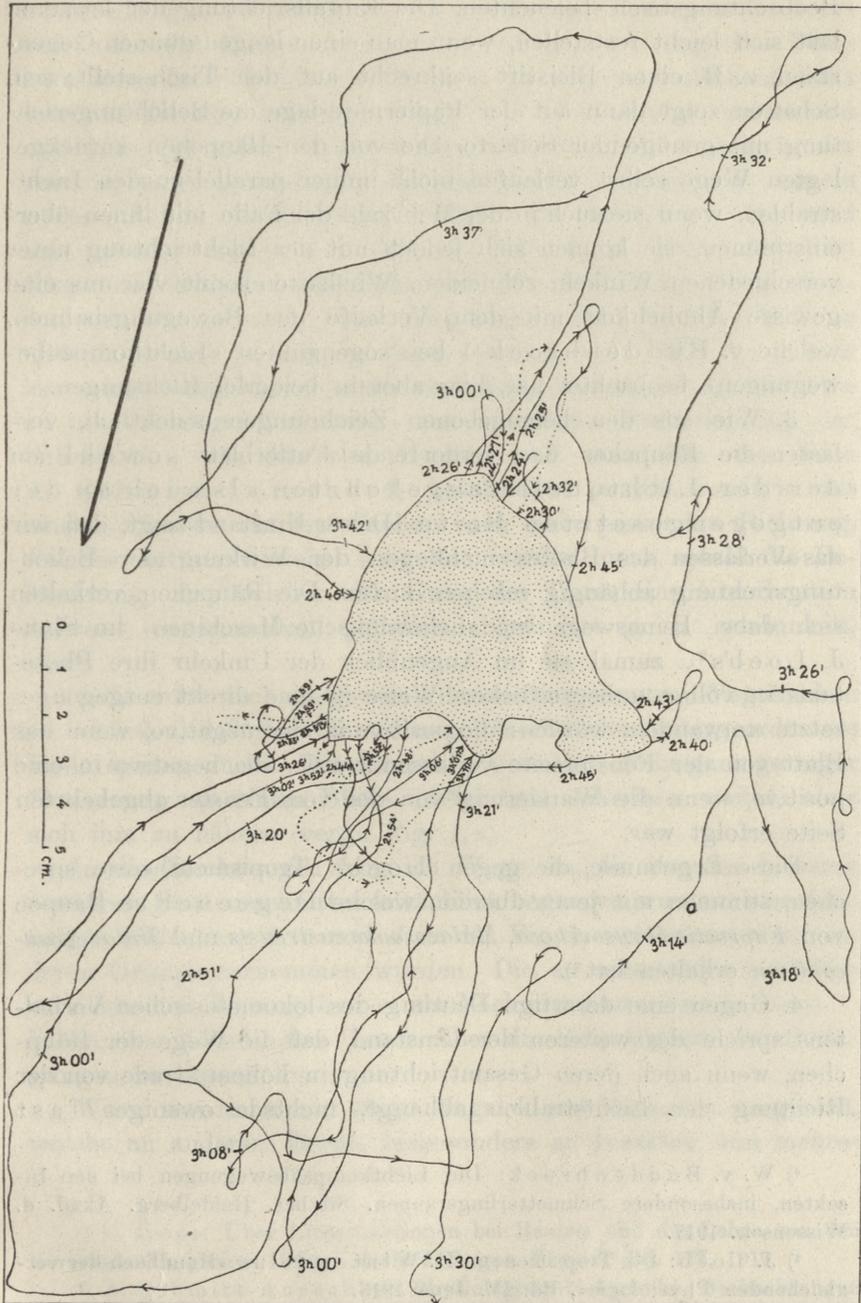


Fig. 2.

Beobachtungstisch beleuchten. Die Einfallsrichtung der letzteren läßt sich leicht feststellen, wenn man einen langen dünnen Gegenstand, z. B. einen Bleistift senkrecht auf den Tisch stellt; sein Schatten zeigt dann auf der Papierunterlage die Belichtungsrichtung mit genügender Schärfe. Die von den Räumchen zurückgelegten Wege selbst verlaufen nicht immer parallel zu den Lichtstrahlen, wenn sie auch in der Mehrzahl der Fälle mit ihnen übereinstimmen, sie können sich jedoch mit der Lichtrichtung unter verschiedenen Winkeln schneiden. Wir hätten somit vor uns eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verlaufe der Bewegungsbahnen, welche v. Buddenbrock¹⁾ bei sogenannten »Lichtkompaßbewegungen« beobachtet hat, hier aber in beiderlei Richtungen.

3. Wie aus den beigegebenen Zeichnungen ersichtlich, verlassen die Räumchen das verdorrnde Futterblatt sowohl an der der Lichtquelle zugekehrten als auch an der entgegengesetzten Seite. Dieser Umstand zeigt, daß wir das Verlassen des Blattes nicht von der Wirkung der Belichtungsrichtung abhängig machen dürfen. Die Räumchen verhalten sich dabei keineswegs wie »heliotropische Maschinen« im Sinne J. Loeb's²⁾, zumal sie im Augenblick der Umkehr ihre Phototaxis in völlig unbegreiflicher Weise in eine direkt entgegengesetzte umwandeln würden; die positive in eine negative, wenn das Blatt von der Fensterseite verlassen wurde, die negative in eine positive, wenn die Wanderung von der vom Fenster abgekehrten Seite erfolgt war.

Diese Ergebnisse, die gegen Loeb's Tropismentheorie sprechen, stimmen mit jenen überein, welche Degeener an Raupen von *Euproctis chrysorrhoea*, *Malacosoma castrensis* und *Malac. francicum* erhalten hat³⁾.

4. Gegen eine derartige Deutung des lokomotorischen Verhaltens spricht des weiteren der Umstand, daß die Wege der Räumchen, wenn auch deren Gesamtrichtung in hohem Grade von der Richtung der Lichtstrahlen abhängt, nichtsdestoweniger fast

1) W. v. Buddenbrock: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere Schmetterlingsraupen. Sitzber. Heidelberg. Akad. d. Wissensch. 1917.

2) J. Loeb: Die Tropismen; in H. Wintersteins »Handbuch der vergleichenden Physiologie«, Bd. IV. Jena 1913.

3) A. o. a. O.

niemals geradlinig verlaufen, sondern unter verschiedenem Krümmungswinkel geschlängelte Bahnen beschreiben und sich bald nach rechts, bald nach links wenden. Mitunter geht eine Raupe ein Stück zurück, um sodann aufs neue die vorher eingeschlagene Richtung zu verfolgen, oder aber in einer ganz neuen weiterzuschreiten. Beobachtet man in solchen Fällen ein Räumchen während der Bewegung, dann wird man gewahr, daß es von Zeit zu Zeit stehen bleibt, den Vorderteil des Körpers emporhebt und ihn nach allen Seiten wendet, »als ob« es nach einer Richtung suche, die es schließlich einschlägt und in der es dann weiter kriecht. Wir haben hier also nicht lediglich mit einer einfachen »Verdunkelungsreaktion« zu tun, hervorgerufen durch eine künstliche Verdunkelung der Schreitbahn, wie dies von Hess ¹⁾ und nach ihm von Frau A. Schmitt-Auracher ²⁾ beschrieben wurde, sondern mit einem offenbar aktiven Suchen nach einer passenden Richtung, welches natürlicherweise ausgelöst werden muß, sobald die Beleuchtung, mit welcher der Gang des Tieres eine Koordination aufweist, experimentell plötzlich abgeändert (z. B. verdunkelt) wird.

5. Es wäre nach einigen von den eingezeichneten Wegstrecken zu schließen, daß der Geruchssinn hierbei eine untergeordnetere Rolle spielen dürfte. Die Räumchen kriechen oft in ganz geringer Entfernung an einem Blatte vorbei und schreiten weiter, ohne sich ihm zu nähern (vergl. Fig. 1, a).

In die Zeichnungen trug ich Wege ein, die von den Insassen desselben Blattausschnittes tatsächlich begangen wurden: eine Ausnahme bilden nur *b*, *c* und *d* in der Fig. 1, welche aus einer anderen Gruppe entnommen wurden. Die an verschiedenen Stellen verzeichneten Zeitangaben — als Nachmittagsstunden zu lesen — haben den Zweck, den Leser über die Schnelligkeit der Bewegungen zu unterrichten.

Wenn man nunmehr obige Angaben mit Tatsachen vergleicht, welche an anderen Tieren, insbesondere an Insekten von mehre-

¹⁾ C. Hess: Über Lichtreaktionen bei Raupen und die Lehre von den tierischen Tropismen. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 177, 1919.

²⁾ A. Schmitt-Auracher: Physiologisch-biologische Beobachtungen an den Raupen von *Euproctis chrysorrhoea* und verwandten Arten.

ren Beobachtern festgestellt wurden, wird man vor allem bemerken, daß die Verhältnisse, die wir bezüglich der Fähigkeit des Um- und Zurückkehrens bei den Weißlingräupchen geschildert haben, in mancher Hinsicht an das Verhalten von Ameisen erinnern¹⁾. Es zeigt sich, daß das Problem räumlicher Orientierung bei Raupen weit komplizierter ist, als man nach den bisherigen Arbeiten vermuten könnte, deren Mehrzahl übrigens nur Tropismen behandelt.

Eingehende analytische Untersuchungen über die Orientierungsfähigkeit der Raupen, welche bereits im Gange sind, werden uns hoffentlich über viele bis jetzt dunkle Momente des wichtigen Problems Aufklärung bringen.

Aus dem Psychogenetischen Institut der Jagell. Univ. zu Krakau, unter Leitung des Prof. Dr. T. Garbowski.

¹⁾ Aus der Literatur mögen folgende Arbeiten als die wichtigsten angeführt werden: R. Brun: Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im Allgemeinen. Jena 1914. A. Kühn: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. E. Rabaud: L'orientation lointaine et la reconnaissance des lieux. Paris 1927.

Badania doświadczalne nad wrażliwością na bodźce mechaniczne i nad przebiegiem nieprawidłowej gastrulacji w jaju żaby płowej. — Experimentelle Untersuchungen über die Empfindlichkeit gegen mechanische Reize und über den Verlauf der anormalen Gastrulation im Ei von Rana fusca.

Mémoire

de M. **St. SMRECZYŃSKI**,

présenté, dans la séance du 4 Février 1929, par M. E. Godlewski m. t.

(Planches 2—3).

I. Einleitung. Die Aufgabe der Arbeit.

Die entwicklungsmechanischen Studien über die prospektive Bedeutung einzelner Bestandteile der Eier und der Embryonen wie auch über die kausalen Momente des Verlaufes einzelner Entwicklungsphasen stießen seit Anfang dieser Forschungen auf Schwierigkeiten, welche aus der Mobilität des Eies in den Eihüllen resultieren. Die Bestrebungen, das Ei oder den sich entwickelnden Embryo in eine Zwangslage zu bringen, sind oft nur teilweise gelungen, da vielfach nur oberflächliche Schichten montiert wurden, die inneren dagegen innerhalb der oberflächlichen rotieren konnten. Das wurde z. B. bei den Versuchen an Froscheiern von Born konstatiert. Auch an Hühnereiern in den Untersuchungen über die Bedeutung der Schwerkraft auf die Entwicklung hat sich diese Schwierigkeit geltend gemacht.

In dem biologisch-embryologischen Institut der Jagellonischen Universität hat man versucht, die Zwangslage genauer zu fixieren, und zwar durch die Glasstilette, mit denen das Ei durchgestochen und dadurch samt den inneren Eiteilen in die gewünschte Zwangs-

lage gebracht wurde. Diese Arbeit wurde von K. Hessek¹⁾ an dem Hühnerembryo ausgeführt. Die Entwicklung ging in der Anwesenheit des Fremdkörpers (Glasstilet) vor sich und die ersten Entwicklungsphasen bis zur Bildung der Primitivorgane waren durch die Fremdkörper nicht beeinträchtigt.

Auf Anregung von Prof. Godlewski habe ich mich dieser Methode, die inzwischen zur Erforschung eines anderen Problems von Ekman angewendet wurde, zu einer neuen Versuchsserie an Froscheiern resp. Froschembryonen bedient, und zwar zur Erforschung der Empfindlichkeit des Eies und der ersten Entwicklungsstadien gegen die Verletzung und die Anwesenheit eines Fremdkörpers. Besonders interessierte mich in dieser Arbeit die Gastrulationsphase, und zwar bei den Embryonen, bei welchen die Glasnadel unterhalb der Urmundlippen eingestochen wurde. Mit dieser Frage befaßte ich mich folglich genauer und suchte den Mechanismus des anormalen Verlaufes der Gastrulation zu erforschen.

Der genannten Methode bediente ich mich auch zur Erforschung der Lage des virtuellen Embryos in Froschei. Die vorläufige Mitteilung über die Resultate dieser Experimente wurde im Bulletin International de l'Académie des Sciences de Cracovie 1927 publiziert.

II. Material und Methode.

Meine Versuche wurden an Eiern und Embryonen der *Rana fusca* durchgeführt, die aus der Umgebung der Stadt Kraków und aus dem 1105 M. ü. d. Meere liegenden Toporowy Teich in der Tatra stammten. In dieser Höhenlage findet die Laichperiode um einen Monat später statt, sodaß die Verlängerung der Dauer des Experimentierens um einige Wochen ermöglicht wurde.

In der Laichzeit 1926 und 1927 beobachteten wir im oberwähnten Teiche eine große Überzahl von Männchen; oftmals konnte man fünf und mehr Männchen mit einem Weibchen kopulieren sehen, welches dabei gewöhnlich erwürgt wurde. Am Teichgrunde lagen viele tote Weibchen; die Ursache ihres Todes konnte eben sowohl die Erwürgung, als auch irgend ein anderer, vor allem die

¹⁾ Ch. Hessek, Die Bedeutung der normalen Lage der Keimscheibe für die Entwicklung des Hühnereies. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1914.

Weibchen angreifender Faktor sein, welcher dieses zahlenmäßig große Mißverhältnis beider Geschlechter verursachte.

Die Nadeln, welche ich bei Operationen verwendete, verfertigte ich auf folgende Weise: dünne Kapillarröhrchen von 4—5 cm Länge erwärmte ich gleichmäßig in der Mitte ihrer Länge über einer schwachen Flamme eines Gasbrenners; durch rasches Anziehen an beiden Enden des Röhrchens entstanden zwei spitzige, sehr dünne Nadeln (durchschnittlich erreichte ihr Durchmesser nicht einmal 100 μ). Bei gewisser Übung kann man in kurzer Zeit viele solche Nadeln anfertigen, welche den Vorteil haben, daß sie die Spitze eines Kapillarröhrchens bilden, welches bei den Operationen als Griff dienen kann. Solche Nadeln kontrollierte ich stets unter einer binokularen Lupe und verwendete zu allen Operationen nur die sehr spitzigen. Die Nadeln stach ich durch alle Schichten der Gallerthülle in das Ei oder in den Embryo so hinein, daß sie gewöhnlich völlig durchdrangen, nachher brach ich diese von den Röhrchen durch einen Druck mittels einer Pinzette ab. Dieses Abbrechen muß sehr vorsichtig geschehen, damit die im Ei steckende Nadel nicht verschoben werde, was viel schwerere Verletzungen verursacht, als das Durchstechen selbst.

Für die Operationen verwendete ich Petris Schälchen; nach den Operationen beobachtete ich die weitere Entwicklung der Eier und vermied dabei, sie irgendwie zu berühren, um sie durch eventuelles Anstoßen der Nadel nicht neuerlich zu beschädigen. Bei allen Versuchen führte ich auch Kontrollexperimente durch. Die Forschungen wurden an einer verhältnismäßig großen Zahl von Eiern und Embryonen, gegen 8000, durchgeführt.

Die operierten Eier und Embryonen fixierte ich in verschiedenen Entwicklungsstadien samt den in ihnen steckenden Nadeln in Zenkers Gemisch oder in heißem Formalin nach den Vorschriften von O. Schultze. Bei dieser Methode wendete ich eine kleine Modifikation an. Da mit Rücksicht auf die Anwesenheit der Nadel das Hervorholen der Eier aus der Gallerthüllen vor dem Fixieren ohne größere Beschädigungen nicht möglich war, verwendete ich eine stärkere Formalinlösung, und zwar 10% (ein Teil Handelsformalin auf 9 Teile reines Wasser). In eine solche auf 75°—80° erwärmte Lösung warf ich die Eier mit allen Hüllen hinein; diese Methode ergab zufriedenstellende Erfolge. Die Nadeln nahm ich immer erst nach der Fixierung in 70%-igem Alkohol

oder Formalin heraus, wobei selbstverständlich ein Teil der Eier immer beschädigt wurde.

Die im Formalin fixierten Embryonen bettete ich nachher nach der Vorschrift von O. Schultze ein; die in Zenkers Gemisch fixierten behandelte ich in gewöhnlicher Weise und führte sie durch Benzol in Paraffin ein.

Zum Färben der 10 μ starken Schnitte verwendete ich Hämatoxylin und Eosin, Manns Mischung, oder Boraxkarmin.

III. Die Empfindlichkeit der Eier und Embryonen gegen die Verletzung und die Gegenwart eines Fremdkörpers, dann die Entwicklung in Gegenwart eines Fremdkörpers.

A. Die Empfindlichkeit gegen die Verletzung und die Gegenwart eines Fremdkörpers.

Um mich von der Empfindlichkeit des Eies und der ersten Entwicklungsstadien zu überzeugen, verfuhr ich folgendermaßen: Die aus einem Weibchen herausgenommenen Eier verteilte ich in einer Reihe von Schälchen und füllte nach künstlicher Besamung die Schalen mit Wasser, so daß die Entwicklung in normalen Verhältnissen und nicht in einer Zwangslage vor sich ging; nachher führte ich die Operationen durch.

Bei den Operationen suchte ich die Verletzungen möglichst gleichmäßig durchzuführen, und zwar dadurch, daß ich alle Stadien möglichst an gleicher Stelle und in gleicher Richtung durchstach. Da die Verschiebung der Nadel im Ei während des Abbrechens der Kapillare viel schwerere Verletzungen als das Durchstechen selbst verursacht, wählte ich eine annähernd senkrechte, von der senkrechten Achse des Eies um etwa 20°—30° abweichende Richtung für den Einstich. Bei solcher Stellung der Nadel kann man sie am leichtesten abbrechen, und es wird dabei fast keine Verschiebung derselben im Ei verursacht.

Ich wählte folgende Stadien: Eier vor der Besamung, ohne Wasser auf Platten ruhend, also in einer Zwangslage befindlich; in diesem Stadium mußte ich davon absehen, die oben beschriebene Anstechungsart anzuwenden, und zwar wegen der großen Empfindlichkeit der Eier, da ich mich überzeugt habe, daß das unausbleibliche mehrmalige Berühren der Eier auf den Platten bei deren gleichmäßiger Orientierung, z. B. mit dem weißen Pole nach

unten, ihre Entwicklungsfähigkeit stark beeinträchtigt. Deshalb stach ich dieses Stadium in beliebigen Richtungen durch und begoß selbes mehrere Minuten nach der Operation mit Sperma; nach Verlauf von einigen Minuten brachte ich die Platten in Gefäße mit Wasser, also in normale Entwicklungsbedingungen.

Ferner durchstach ich Eier 15 Min., 1 Stunde, 2 St., 3 St. nach der Besamung, im Stadium von 2 Blastomeren, 4 Bl., 8 Bl., und mehr (16—24) Blastomeren, im Stadium der Morula, der Blastula, der Gastrula mit der einen Bogen von 90° — 180° umschreibenden dorsalen Lippe und der Neurula. Im Stadium von 15 Minuten nach der Besamung bis zum Erscheinen der ersten Furche stach ich die Eier in den Abplattungsrand am dunkeln Pol an, oder wenn dieser noch nicht vorhanden war (Stadium 15 Minuten nach der Besamung) ungefähr an der Stelle des zukünftigen Randes. Ich suchte also die Beschädigung des Eikernes zu verhüten. In den Stadien von 2, 4, 8 Blastomeren stach ich die Nadel in die Furche ein, eventuell in den Kreuzungspunkt der Furchen am animalen Pole, oder in die Blastomeren knapp neben den Furchen. Spätere Stadien stach ich in den animalen Pol, die Neurula am Beginn der Medullarrinne.

In der Mehrzahl der Fälle, wenn die Nadel beim Abbrechen im Ei nicht verschoben wurde, bildete sich kein Extraovat, da sich die Wunde mit der darin steckenden Nadel verschloß. Wurde die Nadel dagegen beim Abbrechen leicht verschoben, so bildete sich auf der Oberfläche des Eies ein größeres oder kleineres Extraovat.

Beiliegende Tabelle zeigt die Resultate der Anstechungen auf die oben beschriebene Weise mit drei Serien von Eiern ausgeführt (die Eier stammten von drei Weibchen); die Zahl der Eier betrug über 2000.

Auffallend ist in vorliegender Tabelle der deutliche Unterschied im Verhalten der vor und der nach der Besamung durchstochenen Eier (vergleiche Stadium 1 und 2). Von mehr als 170 vor der Besamung angestochenen Eiern begannen kaum einige die Furchung, welche meistens unregelmäßig verlief und nach der Bildung von 1 oder 2 Furchen aufhörte. Nur ein teilweise sich furchendes Ei entwickelte sich weiter, doch auch dieses erreichte das Blastulastadium nicht. Den Unterschied zwischen den Stadien vor und nach der Besamung sieht man ganz deutlich schon

TABELLE.

Stadium, in welchem operiert wurde	Stadium, in welchem die Entwicklung stehen geblieben ist	%		
1. 45—20 Min. vor d. Besamung	gefurcht	0	0	4
	Neurula	0	0	0
2. 13—28 Min. nach d. Besamung	gefurcht	38	32	36
	Neurula	0	2	10
	Larven	0	0	0
3. 1 St.—1 ¹² ' n. d. Besam.	gefurcht	45	42	2
	Neurula	20	6	0
	Larven	10	2	0
4. 2 St.—2 ¹¹ ' " " "	gefurcht	43	26	6
	Neurula	21	14	6
	Larven	10	2	6
5. 3 St.—3 ¹⁰ ' " " "	gefurcht	34	48	6
	Neurula	22	28	4
	Larven	15	28	0
6. 2 Blastomere	gefurcht	78	32	20
	Neurula	50	2	12
	Larven	32	0	0
7. 4 " "	gefurcht	66	100	21
	Neurula	21	32	12
	Larven	8	4	0
8. 8 " "	gefurcht	70	94	32
	Neurula	0	44	16
	Larven		2	0
9. 16—24 " "	gefurcht	91	100	22
	Neurula	12	38	12
	Larven	3	6	0
10. Morula	gefurcht	100	100	50
	Neurula	8	30	32
	Larven	2	4	9
11. Blastula	Neurula	86	88	84
	Larven	55	8	6
12. Gastrula (dorsale Lippe 90°—180°)	Neurula	100	98	100
	Larven	90	98	60
	nach einigen Tagen lebten	0	12	2
13. Neurula (Nervenwülste hoch)	Larven	100	100	100
	nach einigen Tagen lebten	18	9	63
In der Kontrolle für Stadien 1—5 entwickelten sich		87%	93%	85%

während der Operation; nach der Besamung wird das Ei dichter und widerstandsfähiger.

Bei weiteren Zahlen der Tabelle fällt die große Ungleichmäßigkeit der Resultate auf, sowohl für dasselbe Stadium in den Eiern verschiedener Weibchen, als auch für die aufeinander folgenden Stadien in den Eiern eines und desselben Weibchens. Als Beispiel führe ich Zahlen an, und zwar in Prozenten der furchenden Eier nach einer zwei Stunden nach der Besamung durchgeführten Operation (vergleiche Stadium 4): 43, 26, 6 — andererseits das Verhalten der Eier in der 3. Kolonne, wo das 15 Minuten nach der Besamung operierte Stadium in 36% furcht, und das Stadium eine Stunde nach der Besamung in 2%; bei allen anderen Experimenten sehen wir dagegen die Prozente wachsen.

Wie ist nun die Verschiedenheit der Resultate zu erklären? Es kommen hier einige Faktoren mit ins Spiel.

Vor allem sind es gewiß die Unterschiede zwischen den von verschiedenen Weibchen stammenden Eiern, die sich schon äußerlich z. B. durch die Farbe der Eier verraten. Weiters spielt die große individuelle Variabilität der Eier desselben Froschlaiches eine bedeutende Rolle, was alle an Froscheiern Experimentierenden feststellen.

Von großer Bedeutung ist auch der operative Vorgang, welcher trotz allen Bemühungen — genau genommen — sich nicht einheitlich durchführen läßt. Jedes Ei wird ein wenig anders verletzt infolge verschiedener Schärfe der Nadelspitze, dann durch die Verwundung beim Abbrechen derselben, endlich infolge verschiedener Verletzungspunkte und Richtungen beim Durchstechen. Bei meinen Bemühungen, die Verletzungen möglichst einheitlich durchzuführen, waren die erwähnten Unterschiede niemals bedeutend, doch sind z. B. die Nachteile eines solchen Verfahrens im Vergleich mit der ganz einheitlichen Wirkungsweise thermischer oder chemischer Faktoren selbstverständlich. Der aus dieser Methode selbst entstehende Fehler ist so groß, daß man, um diesen zu eliminieren, unvergleichlich mehr solche Experimente durchführen müßte, und zwar an einem, nach meinem Dafürhalten, mindestens mehrere Zehntausend von Eiern umfassenden Material.

Auch eine gewisse Rolle spielen endlich die Unterschiede in den Ausmaßen der Nadeln, also eines im Ei oder im Embryo steckenden fremden Körpers.

Um den Einfluß eines fremden Körpers besser feststellen zu können, führte ich einige parallele Experimente durch, d. h. bei Anwendung ganz gleichen Materials und in gleichen Entwicklungsstadien mit dem einzigen Unterschiede, daß ich bei einer Gruppe die Nadeln nach dem Einstechen in den Eiern zurückließ, bei der anderen die Eier durchstach, aber die Nadeln sofort herauszog. Als Beispiel führe ich die Resultate von zwei solchen Experimenten an, von denen jedes an etwa 100 Eiern ausgeführt wurde.

Stadium, in welchem operiert wurde	Art der Operation	Stadien, welche die Entwicklung erreichte		
		gefurcht	Neurula	Larven
Ungefähr 64 Bl.	Gestochen durch d. schwarzen-weißen Pol. Nadel stecken gelassen	100%	5%	0%
„ „	Gestochen wie oben, Nadel herausgenommen	100%	61%	38%
1 ^{15'} —1 ^{30'} nach der Besamung	Gestochen wie oben, Nadel stecken gelassen	64%	2%	2%
„ „	Gestochen wie oben, Nadel herausgenommen	41%	41%	36%

Aus den oben angeführten Zahlen geht klar hervor, daß die Belassung der Nadel ein außerordentlich schädliches Moment ist, insbesondere für die weitere Entwicklung. Unmittelbar nach der Operation sieht man keine besonderen Unterschiede im Verhalten der durchstochenen, sich ohne Nadel entwickelnden Eier, oder derjenigen, in welchen nach dem Durchstechen die Nadel belassen wurde. Später jedoch, insbesondere vom Stadium der Neurula an, treten immer deutlichere Unterschiede zwischen beiden Gruppen der Embryonen hervor. Die aus Eiern oder aus Embryonen ohne Nadel sich entwickelnden Larven zeigen eine viel geringere Sterblichkeit und sind in bedeutender Überzahl ganz normal. Die Verletzung wurde augenscheinlich gänzlich ausgeglichen. Von den Larven dagegen, welche sich mit der Nadel entwickelten, wenn sie sich auch in späteren Stadien oftmals der Nadel entledigt hatten, ging ein sehr hoher Prozentsatz im Verlaufe einiger Tage zugrunde, so daß kaum wenige den 10. Tag nach dem Anstich erlebten.

Es geht daraus hervor, daß die Belassung eines Fremdkörpers im Ei oder im Embryo nach der Verletzung viel schädlicher wirkt als die Verletzung selbst. Für diese Folgerung sprechen ebenfalls Daten aus der Literatur; aus den Abhandlungen vieler Autoren ist die Tatsache bekannt, daß zur Tötung der Blastomeren ein Einstechen, wenn auch mit einer ziemlich dicken Nadel, nicht ausreicht. Man muß zu diesem Zwecke erwärmte Nadeln verwenden, aber auch dann, trotz Summierung der schädlichen Wirkungen des Verwundens und der hohen Temperatur, wurde in vielen Fällen nur ein Scheintod der Blastomeren erzielt, so daß nur eine Verspätung der Entwicklung erfolgte. Eben diese Erscheinungen bildeten die Grundlage des von Roux als Postgeneration bezeichneten Prozesses, über dessen Natur sich die Diskussion so lebhaft gestaltete. Im Vergleiche mit jenen Methoden war die von mir angewendete Verletzung bedeutend leichter, denn eine dünne, spitze Nadel dringt in das Ei ohne jedweden Widerstand ein, und die Eier entwickeln sich nach der Operation in großer Mehrzahl normal. Wir sind daher unsomehr berechtigt anzunehmen, daß die Belassung eines fremden Körpers jener Faktor ist, welcher die hohe Sterblichkeit der operierten Embryonen bewirkt.

Worin die schädliche Wirkung der Gegenwart einer Nadel besteht, ist schwer zu sagen, denn weder die Beobachtung der Eier unter der Lupe, noch die Schnitte geben darüber eine klare Auskunft. Oft furchen sich die Eier teilweise und verraten deutlich die Erscheinungen einer Beschädigung des Protoplasmas, in anderen Fällen jedoch hören sie auf sich zu entwickeln, obwohl ihr Aussehen nichts Anormales an sich hat. Fast alle Autoren, welche Froscheier zwecks Tötung einzelner Teile angestochen hatten (Roux, Brachet u. a.) hielten eine Infektion für die wichtigste Ursache des Absterbens der Eier. Gewiß trägt dieser Faktor zur Tötung der Eier in großem Maße bei, doch scheint es mir, daß er oft nur sekundär wirkt, d. h., daß die Infektion größtenteils bei solchen Eiern stattfindet, welche schon vorher aufgehört haben, sich zu entwickeln. Insbesondere bei den vor dem Erscheinen der ersten Furche operierten Eiern, wo die Verletzung ihre Folgen durch Nichtfurchen des Eies oder durch Aufhören des Furchens nach einigen ersten Teilungen äußert, vergeht eine viel zu kurze Zeit zwischen der Verletzung und der

Hemmung der Lebensfunktion, als daß man eine Infektion als Ursache annehmen könnte. Oft gehen Larven, ebenfalls ohne wahrnehmbare Ursachen zugrunde, welche aus dem Ei ausgeschlüpft sind, die Nadel abgestreift haben und oftmals keine Wunden aufweisen.

In Anbetracht dieser Tatsachen glaube ich, daß der schädliche Einfluß, welchen ein Fremdkörper ausübt, eher einem dauernden mechanischen Reize zuzuschreiben ist, oder der anormalen Nachbarschaft, welche ein Fremdkörper für alle ihn umgebenden Teile bildet, sowie den sich daraus ergebenden Folgeerscheinungen.

Bei den bisher beschriebenen Versuchen interessierte mich die Frage nach der Empfindlichkeit des ganzen Organismus eines Eies oder Embryos gegen eine Verletzung und gegen die Anwesenheit eines Fremdkörpers. Zur Ergänzung dieser Versuche war es geboten sich zu überzeugen, ob sich im Ei oder im Embryo irgendwelche Teile von verschiedener Empfindlichkeit gegen jene Faktoren bestimmen lassen, insbesondere ob sich der animale und der vegetative Pol in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

Zu diesem Zwecke führte ich einige Experimente durch, bei welchen ich die Nadeln so hineinstach, daß die Ein- und Ausgangsstellen der Nadel in der nächsten Nähe des animalen bzw. des vegetativen Poles lagen; die Verletzung beschränkte sich daher nur auf die in der nächsten Nachbarschaft des einen oder des anderen Poles liegenden Teile. Die Versuche zeigten, daß im Verhalten der Pole keine ausgesprochenen Unterschiede bestehen, daß daher der animale und der vegetative Pol gegen die Verletzung gleich empfindlich sind, also im Gegensatz dazu, was z. B. bei der Einwirkung chemischer Faktoren, welche den Dotter leichter schädigen, festgestellt wurde. Aber auch hier muß man alle vorher erwähnten Vorbehalte hinsichtlich dieser Methode berücksichtigen.

Trotz dieser Vorbehalte und trotz der Nichteinheitlichkeit der Zahlen in der Tabelle, welche ich vorher besprochen habe, lassen sich aus meinen Experimenten gewisse Schlüsse ziehen.

Vor allem muß die große Empfindlichkeit der Eier vor der Besamung gegen eine Verletzung festgestellt werden. Diese Feststellung stimmt mit den Resultaten aller Autoren überein, welche die Eier zwecks Tötung der Eiteile in diesem Stadium durchstachen. Kurze Zeit nach der Besamung (13—28 Min.) vermindert

sich die Empfindlichkeit gegen die Verletzung sehr deutlich. Diese Tatsache bestätigt die Ansicht von Voss, daß das Spermatozoon bedeutend rascher, als man es früher meinte, nämlich schon 5—10 Min. nach der Besamung durch die Gallerthülle dringt und auf das Ei einzuwirken beginnt, welches aus dem Eierstock hervorgeholt (kurze Zeit vor dem normalen Eierlegen) sich in der Metaphase der zweiten Reifungsteilung befindet. Das Spermatozoon gibt in erster Reihe den Impuls zur Beendigung des Reifens; diesen Prozeß begleitet eine ganze Reihe von Veränderungen in der Organisation des Eies und diese bewirken wahrscheinlich die Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen die Verletzung.

Bei fortschreitender Entwicklung verringert sich stets die Empfindlichkeit gegen die Verletzung, doch läßt sich auf Grund der Tabelle keine kontinuierliche Kurve konstruieren, welche diese Abnahme der Empfindlichkeit zeigen sollte. Die angeführte Tabelle zeigt nur als Beispiel gewählte Ergebnisse der Untersuchungen an drei Serien von Experimenten. Ich habe solche Untersuchungen in bedeutend größerer Zahl durchgeführt, doch waren die Resultate die gleichen wie in der Tabelle. Die Ursachen habe ich bei der Analyse der Zahlen der Tabelle besprochen.

Schließlich habe ich das Fehlen der Unterschiede in der Empfindlichkeit gegen die Verletzung zwischen dem animalen und dem vegetativen Pole des Eies und des Embryos festgestellt.

B. Die Entwicklung im Falle der Gegenwart eines Fremdkörpers.

Im vorigen Abschnitte habe ich nachgewiesen, daß die Entwicklung vor sich gehen kann, auch wenn die Nadel im Ei belassen wird. Unmittelbar nach der Operation geht die Entwicklung regelrecht vor sich, doch allmählich tritt der schädliche Einfluß des Fremdkörpers immer deutlicher hervor und führt meistens den Tod des Embryos herbei. In Anbetracht dessen müssen wir die Abweichungen von der normalen Entwicklung, welche die mit einer Nadel sich entwickelnden Embryonen aufweisen, ins Auge fassen.

Die Furchung der Eier, in welchen die Nadel nach dem Durchstechen belassen wurde, geht oftmals ganz regelmäßig vor sich; in anderen Fällen kann man Anomalien bemerken, welche in zwei Erscheinungen zum Ausdruck kommen. Eine derselben

besteht darin, daß die Furchen, welche normalerweise ein Aussehen größerer Vertiefungen haben, nach der Operation sehr seicht werden, so daß sie ganz oberflächlich verlaufen; die sich später bildenden Furchen sind ebenfalls ganz oberflächlich. Diese Erscheinung ist für die weitere Entwicklung nicht gefährlich. Die andere, bedeutend öfter vorkommende Erscheinung ist die Tatsache, daß gewisse in der Nachbarschaft der Nadel liegende Teile des Embryos an dem Furchungsprozesse nicht teilnehmen. Je nach den Ausmaßen des nicht furchenden Teiles regelt sich diese Anomalie später, oder sie führt den Tod des Embryos herbei.

Die weitere Etappe der Entwicklung, die Gastrulation, kann durch die Gegenwart der Nadel ernstlich gestört werden. Steckt diese im Embryo derart, daß die vorrückende Lippe des Urmundes auf dieselbe stößt, so wird diese Bewegung der Lippe ganz aufgehalten, da diese die beiderseits des Embryos durch Gallerthülle gehaltene Nadel weder verschieben noch umwachsen kann. Trotzdem wird die Gastrulation nicht aufgehalten, nur erfolgt die Schließung des Urmundes an einer anormalen Stelle, um die in den Embryo hineingestochene Nadel herum.

Für die Neurulation bildet die Gegenwart der Nadel kein Hindernis. Sogar wenn die Nadel in die offene Medullarrinne hineingestochen wird, erfolgt deren Schließung in ganz normaler Weise.

Im Larvalstadium befreit sich ein verhältnismäßig großer Teil der Tiere von den Nadeln. Dies geschieht immer durch Bewegung der Larve, in seltenen Fällen noch vor dem Ausschlüpfen, innerhalb der Hüllen, bedeutend öfter während des Ausschlüpfens. Die noch in den Hüllen steckende Larve kann sich von der Nadel nur dann befreien, wenn diese in ihrem Körper verhältnismäßig oberflächlich steckt. Bei Bewegungen reißt sich, so zu sagen, die Larve von der Nadel los, welche sich in den wenig widerstandsfähigen Geweben des Embryos immer mehr gegen die Oberfläche hin verschiebt; manchmal hält sich diese noch eine Zeitlang nur an einem herausgezogenen Hautstreifen, dieser reißt endlich und die Larve wird frei. Die den Weg der Nadel verratenden Narben heilen meist leicht, weil der ganze Prozeß ziemlich langsam vor sich geht. Anders ist es beim Verlassen der Hüllen; aus diesen kommt die Larve rasch heraus, wobei sie sich mehr oder weniger verletzt, je nach der Richtung, in welcher die Nadel in ihrem Körper steckte. Größere, sich hiebei bildende

Wunden, führen gewöhnlich zum lokalen Zerfall der Gewebe und zum Absterben des Embryos.

Außer den beschriebenen makroskopischen Beobachtungen untersuchte ich histologisch die Erscheinungen bei den Embryonen, welche sich mit der Nadel entwickelten. Auf Grund eines reichen, aus verschiedenen Stadien stammenden, sich verschieden lange mit der Nadel entwickelnden Materials habe ich festgestellt, daß Embryonen von normalem Aussehen trotz der Gegenwart der Nadel, auch auf den Schnitten vollkommen normal waren, oder höchstens ganz geringfügige Anomalien zeigten; so waren z. B. einige Zellen größer als gewöhnlich, oder man bemerkte ein geringes Zurückbleiben in der Bildung der Organe.

Dagegen waren die Erscheinungen bei den sich nicht entwickelnden, oder anormalen Embryonen die gleichen, wie bei den Keimen, aus denen die Nadel nach dem Einstich sofort entfernt wurde; die Kerne waren vergrößert, oft von unregelmäßigen Formen, das Plasma vakuolisiert, jede Zellbegrenzung fehlte, das Pigment war plan- und regellos verteilt. Daraus ist zu ersehen, daß die Gegenwart eines fremden Körpers in dem histologischen Bilde keine spezifischen Veränderungen verursacht; deshalb werde ich diese nicht genauer beschreiben.

IV. Der Verlauf einer anormalen Gastrulation.

Ich habe früher erwähnt, daß eine in den Embryo derart eingestochene Nadel, daß sie die vorrückende Urmundlippe auf ihrem Wege trifft, den normalen Verlauf der Gastrulation unmöglich macht; der Urmund schließt sich zwar, doch nicht an der normalen Stelle, sondern rings um die in den Embryo eingestochene Nadel herum.

Bei Betrachtung dieser Erscheinung drängen sich gleichzeitig zwei Probleme auf: Vor allem handelt es sich darum, auf welche Weise die Schließung des Urmundes stattfindet, und dann, ob die Schließung des Urmundes an einer unrichtigen Stelle einen, von der Norm abweichenden, Verbrauch der Materialien für die einzelnen Teile des Embryos verursacht.

Über diese beiden Fragen, d. i. den Mechanismus der Regulation der Gastrulation, und die Frage nach dem Verbrauch der Materialien für die Bildung des Embryos bei nicht regelrechtem Verlauf der Gastrulation, gibt es keine besonders reiche Literatur.

Eine Regulation der Gastrulation, welche aus irgend welchen Gründen nicht normal stattfinden kann, wurde bei Anuren — meines Wissens — von drei Autoren beschrieben. So beobachtete H. V. Wilson in gewissen Fällen, daß das Extraovat die Schließung des Urmundes an einer anormalen Stelle verursachen kann. Nach seiner Erklärung fand dies unter folgenden Verhältnissen statt. Ein »nicht sehr kleines«, am Rande der ventralen Lippe befindliches Extraovat wurde mit dieser gegen den vegetativen Pol geschoben und so gegen den Boden des Gefäßes gedrückt, daß die weitere Verschiebung der Lippe unmöglich gemacht wurde. Der Urmund schloß sich neben dem Extraovat an einer anormalen Stelle, weil die ventrale Lippe, welche durch das Extraovat an ihrem in normalen Verhältnissen sich langsam verschiebenden Rande zurückgehalten wurde, nicht aufgehört hat, sich in normaler Weise zu verlängern; infolgedessen hat sie die Rotation des ganzen Eies in einer zur normalen Bewegung entgegengesetzten Richtung hervorgerufen und deshalb hat die dorsale Lippe scheinbar einen überlangen Weg gemacht.

S. Ikeda, welcher die Forschungen an *Rhacophorus*, *Rana japonica* und *Bufo japonicus* durchführte, kam zu dem Schlusse, daß eine durch Anstechen hervorgerufene Wunde die Bewegung der Lippen unmöglich macht. Die Schließung des Urmundes findet dann an der Verwundungsstelle statt und wird durch stärkeres Wachstum der ventralen und der lateralen Lippen bewirkt. Die Lage des virtuellen Embryos in den operierten Eiern ist äußerst unbeständig, so daß der Autor eine vollkommene Isotropie des Eies annimmt.

Wie oben hervorgehoben wurde, habe ich mich derselben Methode bedient wie Ekman bei seinen Forschungen über die Gastrulation bei *Rana esculenta*; er beobachtete ebenfalls anormale Schließung des Urmundes. Seine Beobachtungen stellt er folgenderweise zusammen: »Wird durch eine in die Blastula eingestochene Glasnadel die Bewegung der dorsalen Lippe entweder nur zum Teil oder vollständig verhindert, so geschieht eine Regulation des Gastrulationsprozesses. Die Schließung des Urmundes erfolgt durch eine tiefere Invagination und gleichzeitige Verschiebung der ventralen resp. ventrolateralen Lippe. Die Bildung der Medullarplatte erfolgt entsprechend weiter oral durch Differenzierung in situ«.

In einer 1926 publizierten Abhandlung unterzog Ekman seine früheren Ansichten einer Kritik. Indem er sich auf den inzwischen — dank der von W. Vogt eingeführten Methode der örtlichen Vitalfärbung — klargelegten Verlauf der Gastrulation bei Urodelen stützt, kommt er zu der Überzeugung, daß die Methode des Einstechens von Glasnadeln, mit welcher er früher gearbeitet hatte, »in mancher Beziehung verfehlt« war. »Die tief in die Blastula eingestochene Nadel bewegt sich nicht frei mit ihrer Umgebung, bietet aber andererseits nicht genügend Widerstand, um eine Verschiebung der benachbarten Teile ganz zu verhindern. Allerdings vermag die eingestochene Nadel die gegen sie sich bewegend dorsale Blastoporuslippe nur einzukerben, nicht aber durchzuschneiden«. Weiters gibt der Autor das Verhalten von natürlichen Pigmentmarken während der Gastrulation bei *Rana esculenta* an, woraus folgt, daß die Gastrulation hier ähnlich wie bei Urodelen verläuft. Seine Ansicht aber bezüglich der durch die Nadel verursachten anormalen Gastrulation, welche ich oben wörtlich angegeben habe, läßt der Autor unberührt.

Endlich muß ich hier die Versuche Goerttler's erwähnen, welche an Urodelen ausgeführt wurden. Seine Arbeit wirft auf die Frage des bei anormaler Entwicklung stattfindenden Verbrauches der für einzelne Organe bestimmten Materialien das meiste Licht. Er färbte vital das Material der künftigen Medullarplatte am Embryo und rief nachher durch Ausschneiden der Teile oder der ganzen dorsalen Lippe, oder durch Zucht der Eier in einer 0.6%-igen Lösung NaCl die Entstehung der spina bifida hervor. Er überzeugte sich hiebei, daß die Medullarwülste anormalen Embryonen immer aus demselben Material wie bei der normalen Entwicklung entstehen.

Die besprochenen Arbeiten beweisen übereinstimmend, daß bei künstlicher Erschwerung der Verschiebung der dorsalen Lippe die Schließung des Urmundes durch entsprechend stärkere Ausdehnung der ventralen und der Seitenlippen zustande kommt. Noch nicht erforscht waren die Veränderungen, welche eine anormale Gastrulation innerhalb der Embryonen verursacht; deshalb erschien es auch angezeigt, die Forschungen hinsichtlich des zweiten der erwähnten Probleme, d. i. über den Verbrauch der für einzelne Organe bestimmten Materialien fortzusetzen. In dieser Frage gibt es in der Literatur widersprechende Ansichten:

Ikeda und Ekman nehmen an, daß die Medullarplatte sich teilweise aus anderen Materialien als sonst bildet, dagegen vertreten Goerttler und Wilson die Ansicht, daß der anormale Verlauf der Gastrulation in keiner Weise die prospektive Bedeutung der einzelnen Teile des Embryos ändert.

Eine Lösung des Problems, auf welche Weise die anormale Schließung des Urmundes erfolgt, hoffte ich durch Beobachtung des Gastrulationsverlaufes, nachdem die dorsale Lippe unbeweglich gemacht worden ist, und durch mikroskopische Untersuchung gleichzeitig fixierter Keime zu erhalten. Makroskopische Beobachtungen und das Studium der Schnitte werden ein volles Bild der durch den Versuch hervorgerufenen Veränderungen ergeben.

Die Kenntnis des Verlaufes anormaler Gastrulation würde uns, wie ich hoffte, ebenfalls über die Frage des Verbrauches des für die einzelnen Organe bestimmten Materials Klarheit verschaffen, oder sie würde eventuell den Weg zeigen, auf welchem die Lösung dieses Problems zu suchen wäre.

Bevor ich an die Beschreibung der Experimente gehe, will ich in einigen Worten die Methode erörtern, und zwar, weil Ekman sie als »in mancher Beziehung verfehlt« betrachtet. Wir verwendeten, sowohl Ekman wie auch ich in meiner früheren Arbeit, zur Markierung gewisser Punkte auf der Oberfläche des Embryos Glasnadeln. Bei solchem Vorgehen muß man die Resultate vorsichtig beurteilen, weil — wie W. Vogt und Goerttler nachgewiesen haben — während der Gastrulation eine »Staffelung«, d. i. eine Ausstreuung der vorher zusammenhängenden Zellgruppen stattfindet, und für eine solche Bewegung bietet die Nadel kein Hindernis. Man muß deshalb die Eventualität der Verlagerung der an der Nadel liegenden Embryoteile in Erwägung ziehen.

Es treten aber andere Verhältnisse ein, wenn man die Nadel unterhalb der Lippe einsticht. Die andauernde Beobachtung lehrt uns, daß die Nadel ihre Lage in bezug auf die Blastoporuslippe bewahrt. Die Lippe kann die Nadel, welche auf beiden Seiten des Embryos durch das Chorion und die Gallerthülle fest gehalten wird, nicht verschieben. Infolgedessen kann der Punkt, in welchem die Lippe aufgehalten wurde, seine Lage nicht ändern, obwohl die benachbarten Embryoteile verlagert sein können. Auf

diese Weise wird also auf der Oberfläche des Embryos ein idealer, trotz eventueller Bewegung des Keimes nicht verschiebbarer, aber nicht ein konkreter, durch irgendeine Zellgruppe bestimmter Punkt bezeichnet.

Nach diesen Bemerkungen gehe ich zu der Beschreibung der Experimente über.

Um den Verlauf der Schließung des Urmundes kennen zu lernen, führte ich einige Serien gleicher Experimente durch, von denen jede etwa 40 Embryonen umfaßte. In der größten Serie operierte ich 100 Keime und diese will ich jetzt genauer besprechen.

Alle 100 Embryonen stammten von einem Weibchen. Nach künstlicher Besamung beließ ich die Eier bis zum ersten Erscheinen der dorsalen Lippe des Urmundes in Ruhe; nachher schnitt ich sie samt der Gallerthülle vom Boden des Gefäßes und von den sie umgebenden Keimen los, um sie frei behandeln zu können. Trotz gleichen Alters bei Beginn der Operation war bei einzelnen Embryonen die dorsale Lippe nicht gleichmäßig entwickelt: die Mehrzahl hatte eine sehr kleine Lippe von 20° — 35° , wenige, besonders gegen Ende des Versuches operierte, hatten schon eine etwas größere Lippe, doch nicht über 50° . In allen Fällen stach ich die Nadeln in den Dotter in der Symmetrieebene des Embryos, knapp unterhalb der Mitte der Lippe ein. Die spitzigen Nadeln waren nicht gleichmäßig stark, und das zweite, in der Eintrittsstelle der Nadel steckende Ende war immer etwas stärker und schwerer; da ich nun die Embryonen nachher freiließ, sank der schwerere Teil der Nadel gegen den Boden des Gefäßes, wodurch die Embryonen so orientiert waren, daß der Dotter immer gegen den Boden gerichtet war. Die Zwangslage, in welche die eingestochene Nadel den Embryo versetzte, war daher nicht viel verschieden von der durch Keime des Frosches mit Beginn der Gastrulation normal eingenommenen Lage.

Das Verhalten der operierten Embryonen ist im Laufe ihrer Entwicklung sehr ungleichmäßig und diese Ungleichmäßigkeit bemerkt man schon in kurzer Zeit nach der Operation.

Dreiundhalb Stunden nach der Operation war die dorsale Lippe so erweitert, daß sie nun einen größeren Bogen beschrieb, ohne jedoch ihre Lage zur Nadel zu ändern. In verhältnismäßig seltenen Fällen hatte sie normale Gestalt und normales Aus-

sehen. Der Rand der normalen, dorsalen Lippe ist halbkreisförmig; bei mehr als einer Hälfte der operierten Tiere entstand an der Stelle, in welcher die Nadel steckte, eine Biegung des Randes der Lippe unter einem scharfen Winkel, so daß dieser Rand die Form des Buchstabens V annahm, dessen Scheitel der Eintrittsstelle der Nadel entsprach. Die Arme desselben waren gegen den vegetativen Pol gewendet. Zwischen diesen Armen und dem Dotter bildete sich eine tiefe Furche, welche den Lippenrand vom Dotter stark abschnitt.

Manchmal war der zwischen diesen Armen eingeschlossene Winkel so klein, daß sich die Lippenränder einander stark näherten; in drei Fällen konnte ich ihre vollständige gegenseitige Näherung beobachten, so daß man den Eindruck hatte, als wenn sie miteinander ganz zusammengewachsen wären.

Ein Zusammenwachsen hat jedoch niemals stattgefunden. Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit solcher Bilder für die Frage eventueller Konkreszenz, separierte ich alle solche Embryonen und beobachtete ständig das Verhalten des Lippenrandes. Nach einigen oder mehreren Stunden erfolgte nicht nur kein Zusammenwachsen der anliegenden Lippenteile, sondern sie traten vielmehr auseinander und der Urmund nahm wieder die kreisförmige Form an.

Fig. 1 (Taf. 2) illustriert das Verhalten des Urmundes bei dem außerordentlich typischen der drei erwähnten Embryonen, bei welchem die Seitenteile der dorsalen Lippe so dicht aneinander geschlossen waren, daß sie direkt den Eindruck einer Naht machten; überdies waren die Ränder der Naht als auch der weiteren Teile des Urmundes ganz flach wie bei normaler Entwicklung.

Fig. 2 zeigt denselben Embryo nach 6 Stunden und 10 Min.; die »Naht« ist spurlos verschwunden und der Urmund ist ganz rund.

Andere Embryonen gastrulieren in 6–7 Stunden nach dem vorher beschriebenen Stadium (9–10 St. nach der Operation) mit einer im allgemeinen nicht großen Verspätung gegenüber der Kontrolle. Tiefe, vorher zahlreiche Einschnitte in den Lippen, haben sich fast in allen Fällen ausgeglichen. Die Form der dorsalen Lippe hat sich ebenfalls geändert; die Mehrzahl der Embryonen hat Lippen mit kreisförmigem Rande, nur wenige haben eine an der Nadel gebogene Lippe. Bei einigen Embryonen

dagegen erschienen oberhalb der Nadel starke Vertiefungen in Form von Gräben (Fig. 3, Taf. 2). Diese verschiedenen langen Vertiefungen sind meist zum Lippenrande parallel gestellt. Der Rusconische Pfropf ist im allgemeinen mehr vorstehend als bei der Kontrolle.

Am nächsten Tage, 24 Stunden nach der Operation, hat eine bedeutende Mehrzahl der Keime den Urmund geschlossen; die Nadel steckte immer unterhalb der dorsalen Lippe. Fast alle Keime haben schon die Medullarplatte gebildet und die starken Vertiefungen, welche vorher bei manchen Embryonen oberhalb der dorsalen Lippe zu sehen waren, haben sich weniger oder mehr ausgeglichen. Die Medullarplatte hatte kein einheitliches Aussehen; viele Embryonen sahen normal oder fast normal aus (Fig. 4) und zeigten nur eine, für das beschriebene Stadium übermäßige Abplattung der Medullarplatte, oder eine kleinere oder größere Vertiefung der künftigen Medullarrinne. Andere hatten im vorderen Teile eine mehr oder weniger normale Platte, im hinteren Teile dagegen war diese anormal verbreitert und umfaßte oft einen nicht vollkommen geschlossenen Urmund (Fig. 5). Eine solche Formbildung der Platte, welche ihrem Aussehen nach an eine Sanduhr erinnert, ist ein Ausdruck der Tendenz zur Bildung der Asyn-taxie. Endlich waren einige wenige Embryonen sehr anormal, ihre Medullarplatten waren bedeutend verkürzt, vorne hoch emporgehoben, und in dem oberhalb der Nadel liegenden Teile stark eingesenkt (Fig. 6, Taf. 2).

Die weitere Entwicklung operierter Embryonen interessiert uns nicht allzu sehr, deshalb werde ich diese nur in wenigen Worten erledigen.

Die endgültige Schließung des spaltförmigen Urmundes geschieht, wie es schon lange bewiesen wurde, durch Konkreszenz, und es wird die Anlage des Anus bildende ventrale Teil des Urmundes, vom oberen, den canalis neurentericus bildenden Teil geschieden. Hiedurch wird die Nadel von der Afteröffnung abgetrennt und steckt dann zwischen den Anlagen des Schwanzes, der sich infolgedessen anormal entwickelt. Von dieser einen Anomalie abgesehen, sind die operierten Embryonen normal und entwickeln sich weiterhin regelrecht.

Es erübrigt noch die Darstellung des histologischen Bildes der durch die Experimente verursachten Veränderungen.

Die Schnitte von Embryonen, welche zwei und fünf Stunden nach der Operation fixiert wurden, weisen im Vergleich mit der Kontrolle keine größeren Veränderungen auf. Gewisse Unterschiede kann man in den Ausmaßen der dorsalen Lippe und des Urdarmes bemerken. Die Lippe ist, insbesondere in ihrem mittleren Teile, knapp oberhalb der Nadel schwächer entwickelt, dünner, dagegen das Lumen des Urdarmes in diesem Stadium, gewöhnlich spaltförmig (Fig. 7), ist bei operierten Tieren etwas größer (Fig. 8).

Erst die 14 Stunden nach der Operation fixierten Embryonen zeigen schon charakteristische Veränderungen (Fig. 9, Taf. 3). Durchschnittlich ist der Urdarm etwas kürzer, als gewöhnlich; parallel zur Lippe liegende Vertiefungen, welche ich vorher beschrieben habe, sind — wie dies aus den Schnitten zu ersehen ist — eine Folge von Einsenkungen der vor der dorsalen Lippe gelegenen Teile gegen das Innere des Embryos. Im Vergleich mit den Kontroll-embryonen zeigen die Ausmaße der Furchungshöhle und des Urdarmes die größten Unterschiede. Bei Kontrollembryonen berührt in diesem Stadium (der Urmund rund) das Vorderende des Urdarmes mit großem Lichte den übrigen Teil der Furchungshöhle, von welcher ihn eine dünne Wand der Dotterzellen an der ventralen Seite abgrenzt (Fig. 10). Die Furchungshöhle ist bedeutend kleiner als das Licht des Urdarmes, hat jedoch noch ziemlich große Ausmaße. Bei operierten Embryonen ist auf den ersten Blick eine starke Reduktion der Höhlen innerhalb des Körpers auffallend: das Licht des Urdarmes ist sehr klein, bei der Mehrzahl der Individuen auf einem größeren Raume spaltförmig und wird nur vorne ein wenig breiter. Die Furchungshöhle besteht noch, aber sie ist ganz rudimentär und hat unvergleichlich kleinere Ausmaße als in der Kontrolle.

Zehn Stunden später (24 St. nach dem Beginn des Experiments) fixierte Embryonen hatten schon eine sichtbare Medullarplatte und begannen sich auf der Rückenseite abzuflachen. Die Schnitte geben je nach dem äußerlichen Aussehen des Embryos ungleichmäßige Bilder. Embryonen mit normaler oder fast normaler Medullarplatte sind auch auf den Schnitten von den Kontrollembryonen (Fig. 13, Taf. 3) verhältnismäßig nicht viel verschieden (Fig. 11). Sie haben stets eine deutlich, manchmal ausgeprägt kleinere Urdarmhöhle, die ventrale Lippe ist etwas länger und oft dicker, die Platte mehr abgeflacht. Embryonen mit stark ver-

kürzter Medullarplatte zeigen öfters eine sehr schwache Entwicklung des Urdarmes, welcher manchmal spaltförmig ist, seine Höhle ist immer sehr schwach ausgebildet (Fig. 12); dagegen verlängert sich die ventrale Lippe stark, weit über die Norm.

Wie wir es aus der Beschreibung der Schnitte ersehen, ist die Verkleinerung der Höhlen innerhalb des Körpers der operierten Embryonen ihr außerordentlich charakteristisches Merkmal. Um diese Verkleinerung besser zu beurteilen und um mich zu überzeugen, ob die Verkleinerung der Höhlen innerhalb des Körpers auch eine Verkleinerung des ganzen Umfanges des Embryos verursacht hat, führte ich eine Reihe von Messungen durch, u. zw. auf folgende Weise: Mit Hilfe eines Zeichenapparates von Reichert zeichnete ich mehrere genau oder fast genau in der Symmetrieebene geführte Schnitte einzelner Embryonen in 43-facher Vergrößerung. Nachher maß ich mit dem Coradischen Planimeter auf der Zeichnung die Oberfläche des ganzen Schnittes des Embryos und des Schnittes durch die Urdarmhöhle, ferner auch die Länge der ventralen Lippe linear¹⁾. Die aus den Messungen erhaltenen Zahlen überrechnete ich der Vergrößerung entsprechend und erhielt auf diesem Wege die wirklichen Ausmaße; analoge Messungen und Berechnungen führte ich für Kontrollembryonen durch und erhielt für diese folgende Werte:

Fläche des Schnittes durch d. Embryo	Fläche d. Lumens d. Archenterons	Länge d. ventralen Lippe
3·0394 mm ²	0·5630 mm ²	453 μ
2·6392 »	0·7409 »	267 »
2·7474 »	0·6544 »	186 »
2·5473 »	0·7733 »	372 »
2·4662 »	0·5895 »	395 »
2·6771 »	0·7625 »	360 »
3·0070 »	0·6057 »	465 »
2·7149 »	0·5570 »	348 »
Durchschnittlich:		
2·7298 mm ²	0·6557 mm ²	356 μ

Die operierten Embryonen zeigten folgende Werte:

¹⁾ Diese Länge berechnete ich von der Mitte der vom Ende der Invagination unterhalb der ventralen Lippe mehr oder weniger senkrecht zum Umfange des Embryos gezogenen Linie bis zum Punkte neben dem Rande des Urmundes, am Rand der Lippe, in der Mitte ihrer Dicke.

Fläche des Schnittes durch d. Embryo	Fläche d. Lumens d. Archenterons	Länge der ven- tralen Lippe
2-7257 mm ²	0-2920 mm ²	662 μ
2-7101 »	0-1243 »	988 »
2-6663 »	0-3136 »	453 »
2-5959 »	0-2866 »	523 »
2-8177 »	0-4164 »	558 »
2-1795 »	0-1514 »	802 »
2-1849 »	0-2271 »	500 »
2-1308 »	0-1784 »	511 »
2-2011 »	0-2163 »	651 »
2-2552 »	0-1622 »	755 »
2-5905 »	0-4056 »	453 »
2-4932 »	0-2595 »	453 »
Durchschnittlich:		
2-4626 mm ²	0-2528 mm ²	609 μ

Der Übersichtlichkeit halber führe ich gleichzeitig prozentuelle Umrechnungen an, deren ich mich weiterhin bedienen werde. Im Verhältnis zu den Ausmaßen normaler Embryonen (im Kontrollversuch) ist die Fläche des ganzen Schnittes der operierten um 9·8% kleiner, die Fläche des Schnittes durch das Lumen des Urdarmes um 61·4% kleiner, dagegen ist die ventrale Lippe der operierten Embryonen um 71·1% länger, als die Lippe der normalen Embryonen.

Da man bei allen solchen Messungen immer mit einem ziemlich großen Fehler rechnen muß, werde ich mich abgerundeter Werte bedienen, also 10%, 60%, 70%.

Ich möchte hier bezüglich der angegebenen Zahlen einige aus der angewendeten Methode sich ergebenden Vorbehalte machen.

Wie gesagt, wurden die oben angegebenen Messungen an Zeichnungen der sagittal in der Symmetrieebene oder in ihrer nächsten Nachbarschaft geführten Schnitte vorgenommen. Die aus den Messungen erhaltenen Zahlen haben daher nur einen Wert für die Orientierung, in welchem Grade das Licht des Urdarmes und der Umfang des Embryos Veränderungen erfahren. Ich muß hier ausdrücklich bemerken, daß ich in allen Fällen an vollständigen Serien der Schnitte das Verhalten des Lichtes des

Urdarmes verfolgte, welches ebenfalls in den lateralen Teilen die gleiche oder eine stärkere Verkleinerung zeigte. In Anbetracht der irregulären Form des Lichtes des Urdarmes könnten die Messungen seines Umfanges mit größerer, aber nicht vollkommener Genauigkeit durchgeführt werden, allein es müßte auf dem Wege der Rekonstruktion und der Messungen des Umfanges von Modellen geschehen.

Auf Grund des geschilderten makroskopischen und mikroskopischen Bildes der durch das Experiment verursachten Veränderungen, müssen wir den Mechanismus der anormalen Gastrulation einer näheren Analyse unterziehen.

Vor allem muß man daran denken, daß in dem Augenblick, wo ich die Nadel unter die dorsale Lippe des Urmundes einstach, die Gastrulation schon begonnen hatte, bzw. schon eine Zeitlang verlief. Es sind daher alle Prozesse, welche die ersten Stadien der Gastrulation charakterisieren, vom Embryo schon durchgemacht. Die oberhalb der Lippe liegenden Teile des Keimes begannen sich intensiv zu verlängern, die Invagination des Dotters hatte schon begonnen. Das Einstechen der Nadel hat die Verschiebung der Lippe gehemmt, und zwar weil die Zellen der Lippe sehr stark aneinander gedrängt liegen, hat aber weder die Streckung der oberhalb der dorsalen Lippe gelegenen Teile, noch die Invagination des Dotters aufgehalten. Dies ist aus zwei Wahrnehmungen klar zu ersehen.

1. Wie ich oben beschrieben habe, biegt sich in vielen Fällen der Rand der Lippe an der Nadel um. Dies weist unzweifelhaft darauf hin, daß die Lippe ihre normalen Bewegungen, welche ausschließlich durch Streckung der oberhalb der Lippe gelegenen Teile des Embryos vor sich gehen, fortzusetzen sucht.

2. Bei manchen Embryonen erscheinen parallel zum Rande der Lippe gestellte Falten (Fig. 8), zweifellos eine Folge der Streckung der oberhalb der dorsalen Lippe gelegenen Teile.

Nach gewisser Zeit verschwindet jedoch die Biegung des Lippenrandes, und die Form der dorsalen Lippe wird der normalen annähernd gleich. Die Gastrulation verläuft weiter scheinbar normal, in vielen Fällen werden die Vertiefungen oberhalb der Lippe fast gänzlich ausgeglichen, und wenn auf den Embryonen die ersten Anlagen der Medullarplatten erscheinen, haben sie bei großer Mehrzahl normale Ausmaße.

mit g bezeichnet. Die dorsale Lippe hat sich zur Eintrittsstelle der Nadel, z. B. zum Punkte i verschoben und bleibt hier endgültig stehen. Da sich die ventrale Lippe bei der normalen Entwicklung sehr wenig in der Richtung der dorsalen Lippe von der Stelle ihres Entstehens verschiebt, — und in dieser Hinsicht ist die Mehrzahl der Autoren einig — würde sie ihre um 70% größere Streckung mehr oder weniger zum vegetativen Pole verschieben. Es bleibt daher zur Deckung durch die Lippen der Raum, dessen Durchmesser mindestens 50° eines Meridians des kugeligen Embryos entspricht.

Die Deckung dieses Raumes stelle ich mir so vor: Die ventrale Lippe rückt an die dorsale Lippe nicht aktiv vor, sondern wird mitsamt der äußeren Embryoschichte über dem Dotter verschoben. Bekanntlich wird die Wand des Keimes in diesem Stadium auf dem größeren Teile seiner Oberfläche durch dunkle Zellen gebildet, und nur auf einem kleinen Teile, in der Gegend des vegetativen Poles, besteht sie aus hellen Zellen des Dotters. An der erwähnten Verschiebung beteiligen sich nur diejenigen Zellelemente, welche in dem dunklen Teil der Embryowand lokalisiert sind; die Zellen des Dotters nehmen an diesem Prozesse nicht teil und werden ins Innere verlagert. Sie bilden, so zu sagen, die zentrale unbewegliche Masse, um welche sich die dunkle Wand rings herum verlagert. Die Verlagerung wird durch die Streckung der oberhalb der dorsalen Lippe gelegenen Teile des Embryos verursacht; diese Teile verlängern sich bei normaler Entwicklung sehr stark und verursachen die Bewegung der dorsalen Lippe gegen den vegetativen Pol. Da die Bewegung der Lippe durch die Nadel verhindert wurde, und die Streckung weiterhin normal vor sich geht, verursacht sie die schon besprochene Drehung der ganzen Wand des Keimes in einer zu der Richtung der normalen Verschiebung der dorsalen Lippe entgegengesetzten Richtung. Die Richtung der Drehung ist auf dem Schema mit einem Pfeile bezeichnet.

Ein Ausdruck dieser Drehung der ganzen Wand des Keimes ist außer der Schließung des Urmundes auch die Verlagerung des vorderen Teiles der Medullarplatte vor die Stelle, an welcher früher der animale Pol des Embryos lag.

Diese Drehung ist möglich, trotzdem der Keim mit der Nadel durchstoßen ist. Wie ich mich bei den eigens zu diesem

Zwecke unternommenen Experimenten überzeugt habe, bildet die Nadel ein Hindernis bei der Verschiebung nur für die Schichte der zur Lippe zusammengeschlossenen Zellen des Keimes. Dagegen liegen die außerhalb der Lippenränder sich befindenden Zellen nicht so dicht aneinander, als daß sie durch die Nadel, an welcher sie sich vorbei verschieben können, aufgehalten werden sollten.

Mit der erwähnten Verschiebung läßt sich auch die in den Experimenten festgestellte Verkleinerung aller im embryonalen Körper liegenden Höhlen erklären. Die an dem Verschiebungsprozesse nicht teilnehmenden, aus Dotter gebildeten Partien des Embryos (auf dem Schema zwischen den punkten g und i gelegen) müssen ins Innere verlagert werden, um den dunklen Teilen der Keimwand die Verschiebung zu ermöglichen. Aus den Schnitten ist zu ersehen, daß die Verlagerung so intensiv war, daß alle embryonalen Höhlen stark reduziert wurden, wie dies die angeführten Zahlen beweisen: das Licht des Urdarmes wird bei operierten Embryonen auf dem Schnitte in der Symmetrieebene um 60% kleiner, ebenso verhalten sich die lateralen Teile. Die Verkleinerung der innerhalb des Körpers liegenden Höhlen ist daher sehr bedeutend; es ist also die Verkleinerung des ganzen Durchschnittes selbstverständlich, denn der Dotter wurde von der unteren Fläche des Embryos in seine Mitte verlagert und der Umfang des ganzen Embryos muß deshalb ebenfalls kleiner werden.

Da das Verhältnis der Schnittfläche des Lichtes des Urdarmes zu der Fläche des ganzen Schnittes auf ebensolchen sagittalen Schnitten in der Symmetrieebene bei Kontrollembryonen 1 : 4.2 beträgt ($0.6557 \text{ mm}^2 : 2.7298 \text{ mm}^2$), so sollte der Verkleinerung des Lichtes des Urdarmes um 60% eine 4.2-fache Verkleinerung des ganzen Schnittes, d. h. rund um 15% entsprechen. In Wirklichkeit ist diese Verkleinerung geringer, sie beträgt 10%, doch ist der Unterschied zu gering, als daß man deshalb ein Vorhandensein irgendwelcher regulativen Prozesse, welche eine gewisse Vergrößerung des Umfanges eines Embryos verursachen, annehmen könnte.

Nun wende ich mich zur Behandlung des zweiten am Anfang dieses Abschnittes berührten Problems, welches mit dem oben behandelten eng verknüpft ist, und zwar zu der Frage des Ver-

brauches des Materials, aus welchem die einzelnen Organe bei anormaler Gastrulation entstehen.

Der schon bekannte Verlauf der Gastrulation für den Fall, daß die dorsale Lippe unbeweglich gemacht wird, wirft viel Licht auf diese Frage; der ausgesprochen regulative, durch Aufhaltung der dorsalen Lippe ausgelöste Prozeß, nämlich die Drehung der ganzen Wand des Keimes, ermöglicht die Bildung der Medullarplatte aus demselben Material, wie bei der normalen Entwicklung, wenn diese auch an einer abnormen Stelle erfolgt.

Die Bildung der Medullarplatte aus demselben Material wie bei der normalen Entwicklung sollte ihr normale Ausmaße sichern, insoferne das ganze Bildungsmaterial der Platte ausgenützt sein sollte. Die normale Länge der Medullarplatte bei operierten Keimen würde darauf hinweisen, daß die Regulation, welche das Aufhalten der dorsalen Lippe ausgleicht, imstande war, die Entwicklung in einen dem normalen vollständig entsprechenden Zustand zu versetzen. Dagegen würde eine geringere Länge der Platte als die normale darauf hinweisen, daß die oberwähnte Regulation nicht so weit fortgeschritten ist.

Doch gründet sich diese Beweisführung auf eine Voraussetzung, für welche wir bis nun noch keinen Beweis haben, nämlich, daß sich die Medullarplatte trotz der Schließung des Urmundes an einer unrichtigen Stelle, aus ihrem normalen, für ihre Bildung bestimmten Material entwickelt. Das vorher beschriebene, auf Zurückhaltung der dorsalen Lippe beruhende Experiment kann nämlich nicht als Beweis dienen, weil wir nicht wissen, ob eine nach diesem Experimente entstehende, normal lange Platte sich aus dem normalen, für ihre Bildung bestimmten Material entwickelt, oder aus einem anderen, welches früher für andere Aufgaben bestimmt war.

Deshalb war es dringend geboten, ein solches Experiment zu finden, welches eine ganz sichere Entscheidung gestattet, ob die Schließung des Urmundes an einer unrichtigen Stelle irgend einen Einfluß auf die Differenzierung eines für besondere Organe bestimmten Materials ausübt.

Dieses Experiment habe ich in der Verlagerung der Schließungsstelle des Urmundes seitwärts von der Symmetrieebene gefunden.

Ich führte nämlich folgendes Experiment aus, und verwendete dazu etwa 50 von drei Weibchen stammenden Embryonen.

In einem Stadium, wo der Bogen der dorsalen Lippe ungefähr 180° betrug und deren Enden sich von der Symmetrieebene am weitesten seitwärts verschoben hatten, stach ich in ganz gleicher Weise, wie bereits oben angegeben, die Glasnadel in den Dotter knapp neben einem der Seitenenden der Lippe.

Auf Grund meiner vorherigen Versuche konnte ich mit Recht annehmen, daß ich auf diese Weise auf einer Seite die Verschiebung des seitlichen Endes der dorsalen Lippe, d. h. der seitlichen Lippe in der Richtung des vegetativen Pols aufgehoben habe. Ich konnte daher eine gewisse Asymmetrie erwarten. Und in der Tat zeigten alle Embryonen nach der Schließung des Urmundes, daß diese Schließung nicht in der Symmetrieebene, sondern seitwärts erfolgte und die charakteristische Asymmetrie des hinteren Körperteiles verursachte, trotzdem der anfängliche Verlauf der weiteren Entwicklung weder Unregelmäßigkeiten, noch Verspätungen gegenüber der Kontrolle aufwies. Die Medullarplatte wird im hinteren Teile gegen die Nadel zu gekrümmt, dagegen bildet sich die Afteröffnung in der Symmetrieebene in der Verlängerung der Mittellinie des Vorderteiles der Medullarplatte. Die Mittellinie der Platte biegt infolgedessen, statt gerade zu verlaufen, an ihrem hinteren Teile gewöhnlich in einem stumpfen Winkel um, dessen Scheitel sich bei der Nadel befindet (Abb. 2). Diese Asymmetrie dauert eine Zeitlang, doch sie wird spätestens nach 2—3 Tagen durch das Wachstum des Schwanzes ausgeglichen. Die Embryonen haben dann ein ganz normales Aussehen, ohne irgendwelche Anzeichen der durchgemachten Entwicklungsstörungen.

Aus dem beschriebenen Experimente ist zu ersehen, daß die Schließung des Urmundes auf der Seite die Verlagerung des Materials für die Bildung der Medullarplatte von ihrer gewöhnlichen Lage nach einer Seite verursacht hat und daß infolgedessen die Platte in ihrem hinteren Teile verbogen ist. Daher hat die topographische Verlagerung der Schließungsstelle des Urmundes keinen Einfluß auf die Differenzierung des für die Bildung einzelner Organe bestimmten Materials. Denn, falls die Schließung des Urmundes an einer anormalen Stelle die Entstehung der Organe aus anderem Material als normal verursachen sollte, wäre hiermit noch gar kein Grund für die Entstehung der beschriebenen Asymmetrien gegeben.

Das beschriebene Experiment liefert uns einen Beweis für die Richtigkeit der oben angeführten Beweisführung, nach welcher die Länge der Medullarplatte anzeigt, in welchem Grade sich die durch Aufhalten der dorsalen Lippe verursachte Regulierung vollzogen hat. Wir können daher ohne Bedenken die Länge der Medullarplatte als einen Maßstab für den Fortschritt der Regulierung betrachten.

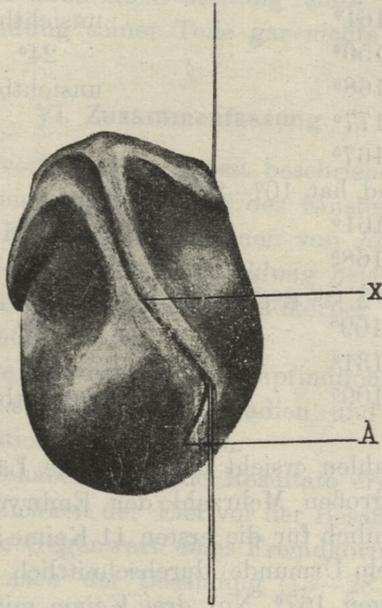


Abb 2. Ein Embryo, welchem im Stadium des u-förmigen Urmundes die Nadel neben dem Ende der Lippe eingestochen wurde.

A = Anlage der Afteröffnung

x = Stelle der Krümmung der Medullarrinne

In Anbetracht dessen war es geboten, die Länge der Medullarplatte bei den operierten Embryonen genau kennen zu lernen.

Zu diesem Zwecke führte ich an den vorher beschriebenen Keimen im Stadium von 24 Stunden nach der Operation Messungen der Platten aus. Die Keime standen trotz gleichen Alters nicht in gleichen Entwicklungsstadien; bei manchen war der Urmund geschlossen, bei anderen hatte er einige bis etwa 30 Breitengrade. Mit Rücksicht darauf teile ich sie daher in einige Kategorien ein.

Aus den Messungen erhielt ich folgende Werte:

a) Urmund geschlossen

Länge der Medullarplatte Länge d. Sinnesplatte

172°

25°

b) Der Urmund hat einige (bis 10) Breitengrade

141°

unsichtbar

166°

23°

172°

30°

161°

unsichtbar

150°

24°

168°

unsichtbar

177°

«

167°

«

c) Der Urmund hat 10°—20° Breite

161°

21°

168°

28°

d) Der Urmund ist gegen 30° breit

109°

36°

131°

30°

109°

unsichtbar

Aus diesen Zahlen ersieht man, daß die Länge der Medullarplatte bei einer großen Mehrzahl der Embryonen ganz normal ist, sie beträgt nämlich für die ersten 11 Keime (mit geschlossenem oder bis 20° breitem Urmunde) durchschnittlich 164°, bei normalen Embryonen dagegen 167°. Nur drei Keime mit großem Urmund hatten eine bedeutend kürzere Platte.

Aus den angegebenen Messungen geht hervor, daß bei einer großen Mehrzahl der operierten Tiere die durch Aufhaltung der dorsalen Lippe bewirkten Störungen ausgeglichen wurden.

Wie wir es aus den besprochenen Ergebnissen meiner Experimente ersehen, bin ich teils zu identischen, teils zu abweichenden Schlüssen gelangt, als die eingangs erwähnten Autoren. Den Verlauf der abnormen Gastrulation erkläre ich geradeso wie H. V. Wilson; dagegen meinen Ikeda und Ekman, daß in dem Falle, wenn die dorsale Lippe unbeweglich gemacht worden ist, die Schließung des Urmundes durch Streckung der ventralen und der Seitenlippen erfolgt; wie ich nachgewiesen habe, wird die Schließung des Urmundes durch einen anderen Prozeß bewirkt.

Beide zuletzt erwähnten Autoren nahmen auch an, daß die Medullarplatte sich bei abnormer Gastrulation teilweise aus einem anderen Material als gewöhnlich entwickeln kann; Ikeda nimmt sogar an, daß das Ei ganz isotrop ist. Aus meinen Versuchen ziehe ich gegenteilige Schlüsse; diese stehen jedoch im Einklang mit den Forschungsergebnissen Goerttler's, welcher mit einer so verlässlichen Methode, wie die Vitalfärbung, festgestellt hat, daß auch eine ganz abnorme Gestaltung eines Embryos an der prospektiven Bedeutung seiner Teile gar nichts ändert.

VI. Zusammenfassung.

In den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Experimenten bediente ich mich der Methode des Einstechens von feinen Glasnadeln in die Eier resp. Embryonen von *Rana fusca*, in denen sie während der weiteren Entwicklung belassen wurden. Die Glasnadeln mußten natürlich als Fremdkörper im embryonalen Organismus betrachtet werden.

Die Experimente bezweckten, die Empfindlichkeit gegen diesen Reiz in verschiedenen Entwicklungsstadien und den Verlauf der anormalen Gastrulation zu erforschen.

Meine Versuche haben folgende Resultate ergeben:

1. Die Empfindlichkeit der Eier vor der Besamung gegen eine Verletzung und die Gegenwart eines Fremdkörpers ist sehr groß.
2. Schon kurz nach der Besamung (13—28 Min.) wird diese Empfindlichkeit bedeutend geringer.
3. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird diese Empfindlichkeit gegen Verletzung und Gegenwart eines Fremdkörpers immer geringer.
4. Der animale und der vegetative Pol eines Eies oder eines Embryos sind gegen eine Verletzung und die Gegenwart eines Fremdkörpers gleich empfindlich.
5. Die Belassung eines Fremdkörpers im Ei oder im Embryo nach der Verletzung wirkt schädlicher als die Verletzung selbst.
6. Die schädliche Wirkung eines Fremdkörpers beruht höchstwahrscheinlich auf mechanischen Reizen oder auf Schaffung einer anormalen Nachbarschaft für das ihn umgebende Plasma.
7. Die Entwicklung eines mit einer Nadel durchstochenen Embryos weist bis zum Gastrulastadium weder makroskopisch noch

mikroskopisch irgendwelche auffallende Entwicklungsabweichung auf.

8. Eine im Keime steckende Nadel verursacht dagegen bedeutende Störungen der Gastrulation, falls sie sich auf dem Wege der Lippe des Urmundes findet. Die Lippe kann die Nadel nicht verschieben und die Schließung des Urmundes erfolgt anormal an jener Stelle, wo die Nadel steckt.

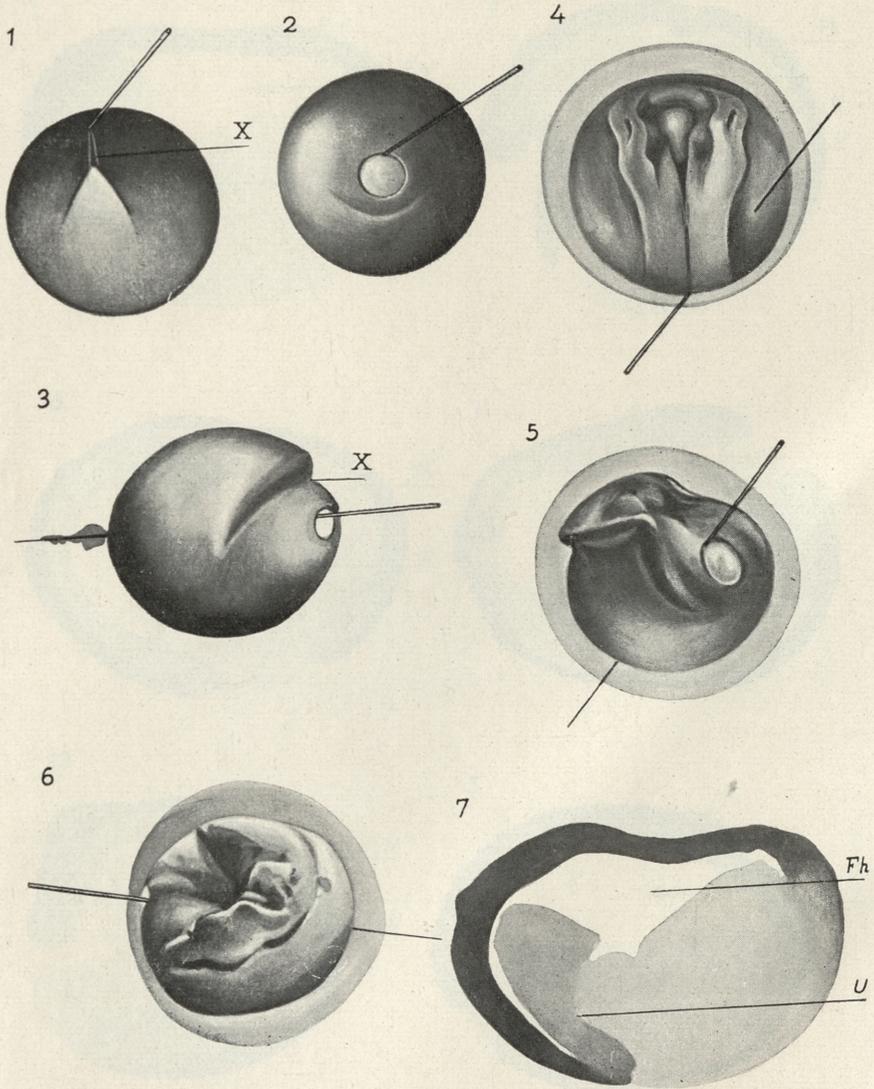
9. Wird durch das Einstechen der Nadel die Verschiebung der dorsalen Lippe unmöglich gemacht, so erfolgt die Schließung des Urmundes infolge des regulativen Prozesses, nämlich einer Drehung der ganzen Wand des Keimes; hiedurch wird die ventrale Lippe gegen die unbeweglich gemachte dorsale Lippe passiv verschoben. Die ventrale Lippe verlängert sich hierbei aktiv durchschnittlich um 70% ihrer normalen Länge.

10. Die Schließung des Urmundes an einer anormalen Stelle bewirkt eine topographische Verlagerung des für die Bildung einzelner Organe bestimmten Materials und übt auf dessen Differenzierung keinen Einfluß aus.

11. Wird dagegen die Nadel so eingestochen, daß sie die Bewegung der dorsalen Lippe nicht stört, so erfolgt die weitere Entwicklung normal, oder wenn dies nicht der Fall ist, weist sie keine spezifischen Anomalien auf.

Literaturverzeichnis.

1. Bergel A. Über natürlich entstandene Spinae bifidae bei *Rana fusca*, nebst Bemerkungen über die Gastrulationsvorgänge. Roux' Arch. Bd. 109, 1927. — 2. Brachet A. Recherches experimentales sur l'oeuf non segmenté de *Rana fusca*. Ibid. Bd. 22, 1906. — 3. Ders. Recherches sur les localisations germinales et leurs propriétés ontogénétiques dans l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. de Biol. T. 33, 1923. — 4. Delsman H. C. The gastrulation of *Rana esculenta* and of *Rana fusca*. Koninkl. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Proc. of Section of Sc. vol. 19, 1916. — 5. Ekman G. Experimentelle Untersuchungen über die Gastrulation und das erste Längenwachstum des Embryos bei *Rana esculenta*. Ofversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Forhandlingar, Bd. 62, 1919/20. — 6. Ders. Einige Bemerkungen über die Gastrulation bei *Rana esculenta*. Ann. Soc. zool.-bot. Fennicae, Vanamo T. 4, 1926. — 7. Enders H. u. Walter H. E. Anstichversuche an Eiern von *Rana fusca*. I. Th. Roux' Arch. Bd. 2, 1896. — 8. Enders H. Anstichversuche an Eiern von *Rana fusca*. II. Th. Ibid. Bd. 2, 1896. — 9. Goerttler K. Die Formbildung der Medullaranlage bei Urodelen. Im Rahmen der Verschiebungsvorgänge von Keimbezirken während der Gastrulation und als

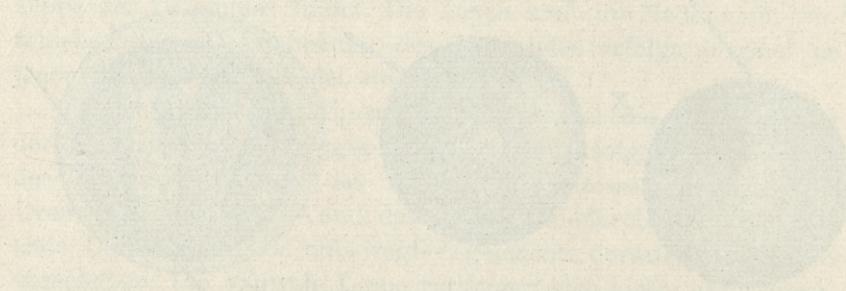


St. Smreczyński.

Wydanie 1. 1998. 120 stron. Cena 12,00 zł.

ISBN 83-7081-120-0

Wydawnictwo Naukowe PWN



Wydawnictwo Naukowe PWN



Wydawnictwo Naukowe PWN

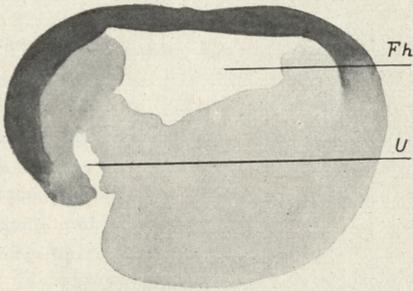


Wydawnictwo Naukowe PWN

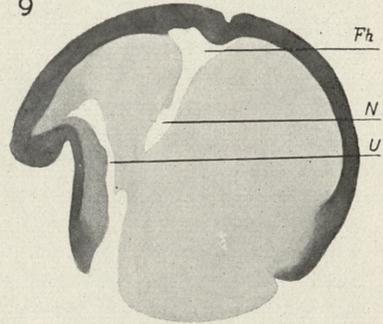
Wydawnictwo Naukowe PWN

Wydawnictwo Naukowe PWN

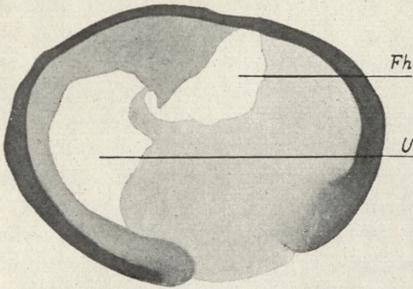
8



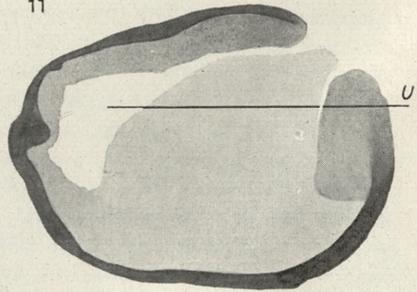
9



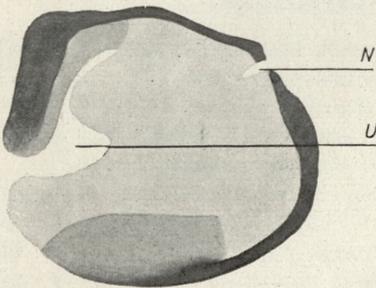
10



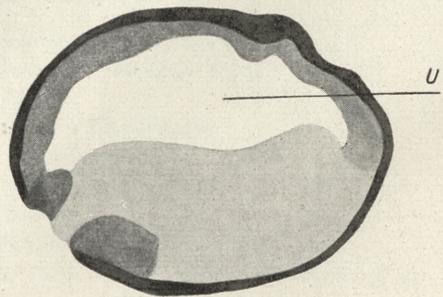
11



12



13



St. Smreczyński.



entwicklungsphysiologisches Problem. Roux' Arch. Bd. 106, 1925 — 10. Ders. Spina bifida-Bildung bei Urodelen. Anat. Anz. Bd. 61, 1926 (Ergänzungsheft). — 11. Ders. Experimentell erzeugte »Spina bifida« und »Ringembryobildung« und ihre Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie der Urodelenier. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. 80, 1926. — 12. Hertwig O. Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39, 1892. — 13. Ikeda S. Contributions to the embryology of Amphibia. The mode of blastopore closure and the position of the embryonic body. Journ. of the Coll. of Sc. Tokyo, vol. 17, 1902. — 14. King H. D. Experimental studies on the formation of the embryo of *Bufo lentiginosus*. Roux' Arch. Bd. 13, 1902. — 15. Kopsch Fr. Über die Zellenbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern von Axolotl und braunem Grasfrosch. Sitz.-Ber. Gesell. naturforsch. Freunde. Berlin 1895. — 16. Ders. Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und Froschei. Verh. anat. Ges. Basel, 1895. — 17. Morgan T. H. The relation between normal and abnormal development of the embryo of the frog. I, III—VIII, X. Roux' Arch. Bd. 15—19. — 18. Roux W. Gesammelte Abhandlungen. II. Band Leipzig 1895. — 19. Todd A. Results of injuries to the blastopore region of the frogs embryo. Roux' Arch. Bd. 18, 1904. — 20. Vogt W. Weitere Versuche mit vitaler Farbmarmierung und farbiger Transplantation zur Analyse der Primitiventwicklung von Triton. Anat. Anz. Bd. 57, 1923 Ergänzungsheft. — 21. Voss H. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Froschei (*Rana fusca*). Roux' Arch. Bd. 107, 1926. 22. Wilson H. V. Formation of the blastopore in the frog egg. Anat. Anz. Bd. 18, 1900. — 23. Ders. Closure of blastopore in the normally placed frog egg. Ibid. Bd. 20, 1902. — 24. Wilson H. V. and Blackwell Markham. Asymmetrical regulation in Anuran embryos with spina-bifida defect. Journ. of Exp. Zool. vol. 30, 1920. — 25. Smreczyński St. Les résultats des recherches sur la localisation de l'embryon virtuel dans l'oeuf de *Rana fusca*, obtenus en enfonçant des aiguilles de verre. Note prélim. Bull. Ac. Sc. Cracovie, 1927.

Erklärungen der Tafeln 2—3.

- Fig. 1. Ein von einer Nadel durchstochener, gastrulierender Embryo.
x = die zusammengelegten Teile der dorsalen Lippe
- Fig. 2. Derselbe Embryo 6 Stunden später.
- Fig. 3. Ein anderer Embryo aus demselben Experiment
x = Vertiefung oberhalb der dorsalen Lippe.
- Fig. 4—6. Drei Embryonen aus demselben Experiment.
- Fig. 4. Ein Embryo von normalem Aussehen
- Fig. 5. „ „ mit sanduhrförmiger Medullarplatte
- Fig. 6. Ein stark anormaler Embryo mit in der Mitte tief eingesenkter Medullarplatte.
- Fig. 7. Ein in der Symmetrieebene geführter Schnitt durch einen Embryo aus dem Kontrollversuch, 5 Stunden nach dem Experiment
U = Urdarm
Fh = Furchungshöhle

- Fig. 8. Ein analoger Schnitt durch einen operierten Embryo, 5 St. nach dem Experiment:
 U = Urdarm
 Fh = Furchungshöhle
- Fig. 9. Ein analoger Schnitt durch einen operierten Keim 14 St. n. d. Experiment.
 U = Urdarm
 Fh = Furchungshöhle
 N = Raum, wo die Nadel steckte.
- Fig. 10. Ein analoger Schnitt, d. d. Embryo aus dem Kontrollversuch 14 St. n. d. Experiment.
 U = Urdarm
 Fh = Furchungshöhle
- Fig. 11. Schnitt durch einen operierten Embryo, 24 St. n. d. Experiment.
- Fig. 12. » durch einen anderen operierten Embryo, 24 St. n. d. Exp.
 U = Urdarm
 N = Raum wo die Nadel steckte.
- Fig. 13. Schnitt durch den Embryo aus dem Kontrollversuch, 24 St. n. d. Experiment.
 U = Urdarm

Erklärungen der Tafeln 2-3.

- Fig. 1. Ein von einer Nadel durchstochener, gastrifizierter Embryo.
 x = die zusammengelegten Teile der dorsalen Lippe
- Fig. 2. Dasselbe Embryo 6 Stunden später.
- Fig. 3. Ein solcher Embryo aus demselben Experiment.
 x = Vertiefung oberhalb der dorsalen Lippe.
- Fig. 4-6. Drei Embryonen aus demselben Experiment.
- Fig. 4. Ein Embryo von normalem Aussehen.
- Fig. 5. » mit veränderten Medullarplatten.
- Fig. 6. Ein stark abnormer Embryo mit in der Mitte tief eingesenkter Medullarplatte.
- Fig. 7. Ein in der Symmetriebeziehung gestörter Schnitt durch einen Embryo aus dem Kontrollversuch, 5 Stunden nach dem Experiment.
 U = Urdarm
 Fh = Furchungshöhle

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES
ET DES LETTRES
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

BOTANIQUE.

- B. Pawłowski.** Die geographischen Elemente und die Herkunft der Flora der subnivalen Vegetationsstufe im Tatra-Gebirge Oct. — Déc. 1928
- H. Zahn.** Hieracia nova vel minus cognita a cl. Dr. B. Pawłowski in regionibus Tatrae Magnae et Occidentalis nec non in montibus Sarmaticis adjacentibus lecta Oct. — Déc. 1928
- M. Nowiński.** L'influence des conditions extérieures sur l'amidonité du pollen des fleurs Oct. — Déc. 1928
- W. Grodzińska.** De la nitrification de l'urine sous l'action de l'argile et des pertes d'azote libre qu'elle subit. Oct. — Déc. 1928

ZOOLOGIE.

- Z. Grodziński.** Entwicklung der Blutgefäße bei *Scyllium canicula* (Planches 26—28) Oct. — Déc. 1928
- Z. Grodziński.** Das Rusconische Organ bei *Triton cristatus*. Oct. — Déc. 1928
- K. Sembrat.** The influence of fish thyroid transplants on the metamorphosis of *Rana temporaria* L. larvae and on their thyroid and thymus glands. Experiments with thyroid glands of Selachians (*Scyllium canicula* Cuv. and *Sc. stellare* Gthr.) and Teleosts (*Cyprinus carpio* L.) (Planches 29—30) Oct. — Déc. 1928
- G. Szwejkowska.** Recherches sur la physiologie de la maturation des oeufs d'*Ascaris* Oct. — Déc. 1928
- B. Kączkowski.** Studien über die Wolle der einheimischen Schafrassen in Polen (Planches 31—32) Oct. — Déc. 1928
- J. Mikulski.** Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Haftballen des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.) (Planche 33) Oct. — Déc. 1928
- I. Latinik.** L'influence des agents thermiques, appliqués pendant des stades déterminés, sur le développement embryonnaire de la grenouille Oct. — Déc. 1928

TABLE DES MATIÈRES.

Janvier—Février 1929.

	Page
R. J. WOJTUSIAK. Entwicklungsgeschichtliche und psychographische Studien an <i>Mamestra</i> -Raupen (Planche 1) . . .	1
W. HEINRICH. Les fonctions des capillaires en rapport avec la fixation de l'attention	55
R. J. WOJTUSIAK. Über die Raumorientierung bei <i>Pieris</i> -Raupen.	59
ST. SMREČZYŃSKI. Experimentelle Untersuchungen über die Empfindlichkeit gegen mechanische Reize und über den Verlauf der anormalen Gastrulation im Ei von <i>Rana fusca</i> (Planches 2—3)	67

Le «*Bulletin International*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries. La première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) se divise en deux sous-séries; l'une d'elles «I» contient les mémoires qui se rapportent aux diverses branches de la Botanique (la Systématique, l'Anatomie et la Physiologie des Plantes), l'autre «II» est réservée aux publications qui concernent le vaste domaine des recherches morphologiques et physiologiques sur l'homme et les animaux (Anatomie, Biologie générale, Embryologie, Histologie, Pathologie, Pharmacologie, Physiologie, Psychologie, Zoologie systématique et expérimentale).

Depuis 1928, le «*Bulletin International*» ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les «*Mémoires*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles). Les *Mémoires* sont également publiés en deux séries: A et B. Chaque mémoire publié dans les *Mémoires* se vend séparément.

Les abonnements relatifs au «*Bulletin International*» sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie „Gebethner et Wolff“ Rynek Gł., Cracovie (Pologne).