

48

11

8

ACTA UNIVERSITATIS LUNDENSIS

NOVA SERIES

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT

NY FÖLJD

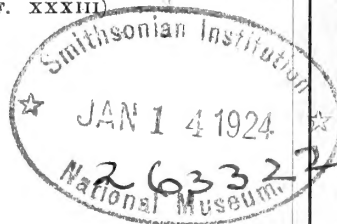
ANDRA AVDELNINGEN

MEDICIN SAMT MATEMATISKA OCH NATURVETENSKAPLIGA ÄMNER

XVIII

1922

(K. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS I LUND HANDLINGAR. N. F. XXXIII)



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

24

Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 9—17.

Fysiografiska Sällskapetets Handlingar. N. F. Bd 24—32.

Bd 9 — FSH Bd 24 — 1913 (28 kr.). *Forssman, J.*, Bidrag till kännedomen om uppkomsten af cystanjurar. — *Sjövall, E. & Frising, G.*, Den flegmonösa enteriten i duodenum och början av jejunum. — *Borelius, J.*, Om de anormala njurkärlets betydelse för uppkomst och utveckling af hydronefros. — *Fürst, C. M.*, Trepanerade svenska kranier från äldre tid. — *Thunberg, T.*, Undersökningar över autoxidabla substanser och autoxidabla system av fysiologiskt intresse. 3. — *Petrén, G.*, Studier öfver obturerande lungemboli som postoperativ dödsorsak. — *Overton, E.*, Studien über einige Wirkungen der Saponine. — *Petrén, K., Lewenhagen, K., Thorling, I.*, Über die Ergebnisse der internen Behandlung von Ulcus ventriculi (sive duodeni) mit Stauungsinsuffizienz. — *Bang, I.*, Ein Verfahren zur Mikrobe-stimmung von Blutbestandteilen. — *Essen-Möller, E.*, Bidrag till kännedomen om den förtidiga placentaravlösningens patologi. — *Klercker, K. O. af*, Några iakttagelser af lokala flyktiga ödem. — *Ask, F.*, Über die Entwicklung der orbitalen Drüsen bei *Pygoscelis papua*. — *Ahlström, G.*, Fall av dermoidcysta i orbita. — *Broman, I.*, Über die Entstehung des Septum pericardiacoperitoneale, des Ligamentum falciforme hepatis und der Lebersegmentierung bei den Gymnophionen. — *Hadding, A.*, Undre dicellograptusskiffern i Skåne, jämte några därmed ekvivalenta bildningar. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. I. Die Atmung der gehirnlosen Aeschnalarven, von *H. Wallengren*. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. I. Pantopoda, Mysidacea und Decapoda, von *W. Björck*. — *Rydberg, J. R.*, Untersuchungen über das System der Grundstoffe. — *Simmons, H. G.*, A survey of the phytogeography of the Arctic American Archipelago.

Bd 10 — FSH Bd 25 — 1914 (28 kr.). *Henie, H.*, The distribution of the stars to the eleventh magnitude. — *Ramberg, L.*, De båda isomera formerna av platoetyltioglykolat och deras derivat. — *Holmqvist, O.*, Variationen der Nn. mandibularis trigemini und mandibularis externus facialis bei *Gadus callarias* sowie ihre wahrscheinliche Bedeutung. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. II. Die Mechanik der Atembewegungen bei Aeschnalarven, von *H. Wallengren*. — *Johansson, B.*, Zur Kenntnis der Spinnrüsen der Araneina. — *Nilsson-Ehle, H.*, Spaltöffnungsstudien bei schwedischen Sumpfpflanzen. — *Holmqvist, O.*, Über die Zwischen-sehnen oder Myocommata in dem Musculus protractor hyoidei der Knochenfische. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. III. Die Atmung der Aeschnalarven, von *H. Wallengren*. — *Gertz, O.*, Om stamkrökningars orienterande inflytande på anläggningen af birötter. Studier öfver morphaesthesi. — *Åkesson, O. A.*, The motion and distribution of the sun-spots. — *Berglund, V.*, Studier öfver ansiktsprofilens förhållande till kranieprofilen. — *Paulson, E.*, Beiträge zur Kenntnis der Linienspektren. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. IV. Über die Bedeutung der Luft des Elythralraums bei *Dytiscus*, von *Elsa Kreuger*.

Bd 11 — FSH Bd 26 — 1915 (24 kr.). *Moberg, J. C.*, Om svenska silurcirripeder. — *Smith, L.*, Klorhydrinernas alkaliska sönderdelning. — *Murbeck, S.*, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. — *Hadding, A.*, Der mittlere Dicellograptus-Schiefer auf Bornholm. — *Borelius, G.*, Undersökning av grönsopotentialer. — *Hede, J. E.*, Skånes colonusskiffer. — Biologisch-faunistiska undersökningar av Öresund. II. Crustacea, Malacostraca och Pantopoda, av *W. Björck*. — *Murbeck, S.*, Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Alchemilla*. — *Wicksell, S. D.*, The general characteristics of the frequency function of stellar movements as derived from the proper motions of the stars. — *Gyllenberg, W.*, Stellar velocity distribution as derived from observations in the line of sight. — Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. V. Die Zusammensetzung der Luft der grossen Tracheenstämme bei den Aeschnalarven, von *H. Wallengren*.

Bd 12 — FSH Bd 27 — 1916 (32 kr.). *Heribert-Nilsson, N.*, Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera lamarckiana*. — *Westerlund, A.*, Ljusretning och fotelektriskt svar i deras kvantitativa samband. — *Arwin, A.*, Über das Auflösen der Kongruenzen von dem dritten und vierten Grade nach einem Primzahlmodulus. — *Åkerman, Å.*, Studier öfver trådliga protoplasmabildningar i växtcellerna. — *Gertz, O.*, Anthocyan als mikrochemisches Reagenz. — *Murbeck, S.*, Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. — *Westerlund, A.*, Om bärnstensyrans vitala oxidation. — *Johansson, Hj.*, Några enkla, alifatiska β -laktoner. — *Friman, E.*, Untersuchungen über die Hochfrequenzspektren (*L*-Reihe) der Elemente. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. III. Zwei für unsere Fauna neue Polychæten, von *A. Eliason*. — *Åkesson, N.*, Über die Geschwindigkeitsverluste bei den langsamen Kathodenstrahlen und über deren selektive Absorption. — *Gertz, O.*, Untersuchungen über septierte Thyllen. — *Berglund, V.*, Studier öfver tuberkulos i lungorna hos barn i åldern 5—13 år. — *Petrén, G.*, Studier öfver de postoperativa cholämiska blödningarna och öfver blodkoagulationen vid ikterus.

Bd 13 — FSH Bd 28 — 1917 (22 kr.). *Hadding, A.*, Iakttagelser öfver melafyrerna i Tolångatrakten. — *Frödin, J.*, Studier öfver skogsgränserna i norra delen av Lule Lappmark. — *Jönsson, A.*, Über die Rotation des Mondes. — *Böös, G.*, Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. — *Charlier, C. V. L.*, Statistical mechanics based on the law of Newton. — *Lundegårdh, H.*, Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. I. — *Ribbing, L.*, Kleinere Muskelstudien. VI—X. — *Brodén, T.*, Ist das sogenannte Continuumproblem überhaupt mit endlichen Mitteln lösbar? — *Kurck, C.*, Den forntida utbredningen af kärrsköldpaddan, *Emys orbicularis* (Lin.), i Sverige, Danmark och angränsande länder.

ACTA UNIVERSITATIS LUNDENSIS

NOVA SERIES

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT

NY FÖLJD

ANDRA AVDELNINGEN

MEDICIN SAMT MATEMATISKA OCH NATURVETENSKAPLIGA ÄMNEN

XVIII

1922

(K. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS I LUND HANDLINGAR. N. F. XXXIII)

LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ



LUND 1922—23
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

ACTA REGIÆ SOCIETATIS PHYSIOGRAPHICÆ
LUNDENSIS

KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS I LUND
HANDLINGAR

NY FÖLJD

XXXIII

1922

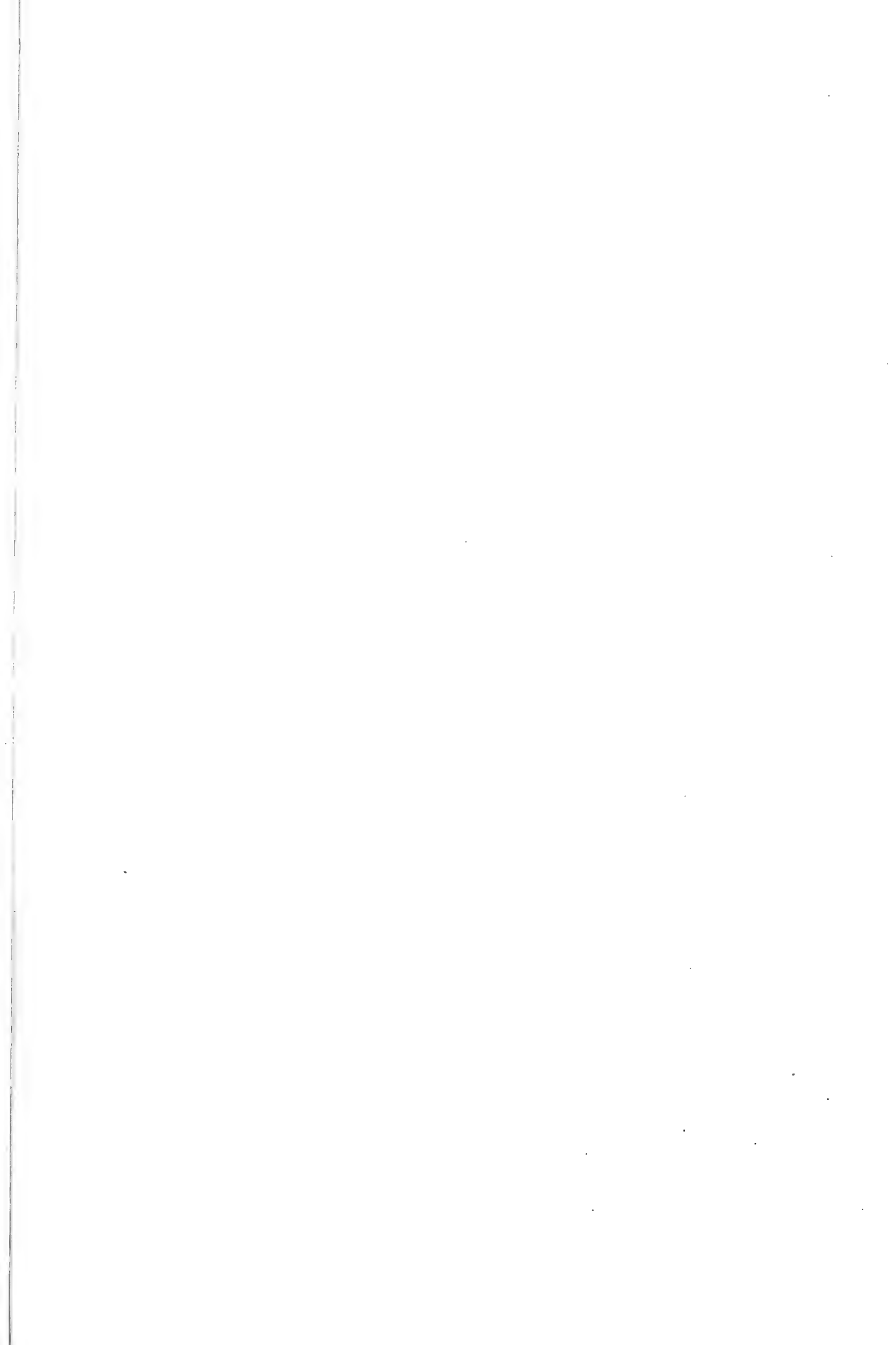
(LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. AVD. 2. BD 18.)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Innehåll:

1. ALSTERBERG, GUST., Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage. Mit 41 Textfiguren. Sid. 1—176.
 2. SJÖSTEDT, GUNNAR, Biologiskt-botaniska undersökningar av Öresund. II. En vegetationsfärgning av Nodularia spumigena i Öresund jämte biologisk översikt över övriga marina baltiska planktonfärgningar. Med tre textfigurer. (Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache.) Sid. 1—25.
 3. MURBECK, SV., Contributions à la connaissance de la flore du Maroc. 1. Ptéridophytes-Légumineuses. Avec 12 planches et 4 figures dans le texte. Sid. 1—76.
 4. HÄDDING, ASSAR, Tektoniska och petrografiska undersökningar inom Fennoskandias södra randzon. 1. Röstänga-fältet. Med 11 textfigurer, en karta och 5 tavlor. Sid. 1—54.
 5. SJÖSTEDT, L. GUNNAR, Undersökningar över Öresund. IX. En orientering över bottenförhållandena i Öresund och södra Östersjön. Med 2 planscher och 22 textfigurer. (Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache.) Sid. 1—30.
 6. WESTBLAD, EINAR, Zur Physiologie der Turbellarien. I. Die Verdauung. II. Die Exkretion. Mit 2 Tafeln und 17 Textfiguren. Sid. 1—212.
 7. HÅKANSSON, ARTUR, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Mit 18 Textfiguren und 1 Tafel. Sid. 1—120.
 8. NILSSON, SVEN, Sverige och dess inbyggare före den historiska tiden. Föreläsningar hållna i Stockholm i maj 1847. Utgivna på uppdrag av Kungl. Fysiografiska sällskapet i samband med dess 150-årsjubileum av BERT MÖLLER. Sid. I—XIV, 1—94.
-
9. Fysiografiska sällskapets sammanträden 1921—1922.
-



LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 1.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 1.

DIE RESPIRATORISCHEN MECHANISMEN DER TUBIFICIDEN

EINE EXPERIMENTELL-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNG
AUF ÖKOLOGISCHER GRUNDLAGE

VON

GUST. ALSTERBERG

MIT 41 TEXTFIGUREN

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 8. März 1922 vorgelegt.

LUND 1922

HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Einleitung.

Der Zweck der vorliegenden Untersuchung ist nicht nur der, eine allgemeine Übersicht über die verschiedenen physiologischen Eigenschaften der *Tubificiden* zu geben, sondern sie will auch *gleichermaassen* die allgemeinen Züge in den Milieuverhältnissen dieser Tiere beleuchten.

Die *Tubificiden* sind, wie bekannt, ein besonders hervortretendes Element in der Bodenfauna des Süsswassers und werden deshalb fortwährend in limnologischen Abhandlungen erwähnt. Ich werde in einer anderen Abhandlung ihre Verbreitung nach regionalen Gesichtspunkten, wie diese von NAUMANN (1921 a) aufgestellt worden sind, besprechen. In diesem Zusammenhang kann ich nur vorausschicken, dass die *Tubificiden eurytroph*¹ sind, wenn sie auch in grösseren Individuenzahlen nur in bestimmten Bodenschlammtypen vorkommen, wobei sie durch ihre An- oder Abwesenheit nicht nur den Wassertyp *markieren*, sondern eine *Bedingung* desselben sind.

Was die Physiologie und Ökologie² der *Tubificiden* anbetrifft, so ist, obwohl sie schon von ARISTOTELES (THIENEMANN 1912) und dann von O. FR. MÜLLER³ und CH. BONNET⁴ erwähnt werden, doch wenig darüber bekannt, wie dies fast bei allen aquatilen *Anneliden* der Fall ist. WAGNER (1906) hat die *Tubificiden* einer Reihe von Beobachtungen in dieser Hinsicht unterworfen, jedoch ohne eine genauere Analyse der verschiedenen Erscheinungen, weshalb auch seine Angaben nicht immer zuverlässig sind.

Betreffs des Milieus der Bodenfauna ist diese merkwürdigerweise niemals einer Untersuchung von ökologischen Gesichtspunkten aus unterworfen worden. Untersuchungen, die Objekte aus diesem Milieu physiologisch oder ökologisch behandelt haben, haben aus besonderen Gründen dies Problem nur peripherisch berührt.

¹ Diese Terminologie ist mit besonderer Berücksichtigung auf das Plankton aufgestellt. Dass wir nicht nur betreffs der Ernährungsverhältnisse sondern auch betreffs der ganzen Ökologie der Bodenfauna von denselben Gesichtspunkten, wenn auch *cum grano salis*, ausgehen können, wird aus dieser und noch besser aus anderen, noch in Gang befindlichen Untersuchungen hervorgehen.

² Diese beiden Begriffe habe ich in demselben Sinn benutzt wie TSCHULOK (Das System der Biologie in Forschung und Lehre, Jena 1910; ref. von DU RIETZ 1921).

³ O. FR. MÜLLER: Von Würmern des süssen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771; ref. von WAGNER 1906.

⁴ CH. BONNET: Traité d'Insectologie. Neuchâtel 1779; ref. von WAGNER l. c.

PAUSE (1919), der von verschiedenen Gesichtspunkten aus die *Chironomiden*-Larven untersucht hat, behandelt niemals die ökologischen Eigenschaften des Bodenschlammes, weil er die Tiere von ihrem natürlichen Medium *isolierte*. BOUNHIOL (1902), der über den Gasaustausch mariner *Anneliden*, die aus ähnlichen Medien stammten, arbeitete, verfuhr in derselben Weise. Allgemeine Gesichtspunkte sind jedoch von verschiedenen Verfassern aufgestellt worden. Besonders bei Untersuchungen, die die Respiration der Fische behandeln, hat man diese Probleme sehr nahe berührt; aber die betreffenden Verfasser z. B. NOË (1893), POLIMANTI (1911) haben sich auf mehr allgemeine und recht schwankende Auseinandersetzungen beschränkt.

Unter den *Tubificiden* habe ich als experimentelles Objekt ausschliesslich *Tubifex rivulorum* LAMARCK und *Limnodrilus Hoffmeisteri* CLAPARÈDE benutzt, die sehr allgemein in der Gegend von Lund vorkommen. Es ist jedoch meine Absicht die Untersuchungen auch auf andre systematisch und ökologisch nahestehende Gruppen auszudehnen. Ausser den erwähnten habe ich bisher *Lumbriculus variegatus* GRUBE, und auch *Nais elinguis* O. FR. MÜLLER einige Male zu beobachten Gelegenheit gehabt. Ausserdem habe ich einige Typen der *Chironomiden*-Larven und *Hirudineen* präliminär von demselben Gesichtspunkt aus untersucht.

Die hier vorgelegten zum allergrössten Teil laboratoriumstechnisch ausgeführten Untersuchungen aus dem Zoologischen Institut in Lund, wurden 1917 angefangen und beschäftigten mich, abgesehen von einigen Unterbrechungen, bis in die letzte Zeit hinein. Es ist mir eine sehr liebe Pflicht, meinen beiden Lehrern, den Professoren Herrn Dr. HANS WALLENGREN und Herrn Dr. OSKAR CARLGREN, meinen ergebensten Dank auszusprechen für die Unterstützung bei diesen Untersuchungen, sowohl durch das mir in liebenswürdigster Weise entgegengebrachte Interesse, wie auch durch die vielen anregenden guten Ratschläge und das Entgegenkommen, womit mir die Ressourcen des Instituts zur Verfügung gestellt worden sind. Unserm hervorragenden schwedischen Spezialisten in der limnologischen Wissenschaft, Herrn Privatdozenten Dr. EINAR NAUMANN, Lund, bin ich sehr verbunden; denn jederzeit stand mir seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung und seine guten sachgemässen Ratschläge und sein kritisches, aber zugleich optimistisches Verständnis für meine Arbeit, ist mir von allergrösster Bedeutung gewesen. Viele wertvolle Gesichtspunkte habe ich dadurch gewonnen, dass ich im Herbst 1921 Möglichkeit hatte in Plön (Holstein) zu arbeiten. Wenn auch die dortigen Untersuchungen einem anderen Ziele zustrebten, so waren sie mir doch von grossem Nutzen besonders dadurch, dass sie draussen in der freien Natur gemacht wurden und darum eine mehr vollständige Wertschätzung der ökologischen Verhältnisse an Ort und Stelle ermöglichten. Darum ist es mir eine angenehme Pflicht dem Leiter des Biologischen Instituts in Plön, Herrn Professor Dr. AUGUST THIENEMANN, meinen grossen Dank auszusprechen für den mir in so liebenswürdiger Weise angebotenen Arbeitsplatz im Biologischen Institut und für sein anregendes Interesse für meine Arbeit.

I. Allgemeine Züge in der Ökologie der Tubificiden.

Der Röhrenbau der Tubificiden.

Zunächst werde ich über einige allgemeine interessante Züge in der Ökologie der *Tubificiden* berichten. Jedoch werde ich hier nicht meine Untersuchungen über ihre regionale Verteilung oder ihre Bedeutung als Detritusfresser referieren; denn es ist meine Absicht, auf diese Probleme in einer anderen, schon in der Einleitung erwähnten Abhandlung näher einzugehen.

Eine ökologisch sehr hervortretende Eigenschaft bei den *Tubificiden* ist ihre Fähigkeit Röhren zu bauen, eine Fähigkeit, die den lateinischen Namen der Familie verursacht hat. Diese Röhren bilden von der Schlammoberfläche vertikal ins Wasser herausstehende, schornsteinähnliche Fortsetzungen der Schleimhüllen, die die Gänge unten im Schlamm bekleiden.

Die Fähigkeit, Röhren zu bauen ist besonders allgemein unter den *Anneliden*. BOHN (1906) hat bei den *Polychaeten* festgestellt, dass die Röhren nicht nur von den *Sedentarien* gebaut werden, wie man erwarten könnte, sondern auch von den *erranten* Formen. Dagegen ist die Zahl der röhrenbauenden *Oligochaeten* gering. Unter diese sind zuerst die *Tubificiden* zu rechnen und die Gattung *Dero*, die auf die *Naiden* zurückzuführen ist. Dagegen ist *Lumbriculus* in dieser Hinsicht auszunehmen¹.

Was den Röhrenbau der *Tubificiden* betrifft, so war es unbekannt wie das Tier bei dessen Konstruktion verfährt. CH. BONNET (1741, ref. VON WAGNER 1906) führt in seinem *Traité d'Insectologie* eine Reihe Beobachtungen an, jedoch ohne die richtige Erklärung gefunden zu haben. WAGNER (l. c.) selbst hat ebenfalls nicht die Konstruktion des Röhrenbaus ermitteln können. »Wie die Röhren hergestellt werden, habe ich im einzelnen nicht feststellen können, da hierin die Beobachtungsmöglichkeit versagt. Die kleinen Schlammteilchen, die die Wände der Röhren aufbauen, werden wohl durch Drüsensekrete der Würmer zusammen gebacken — —.»

¹ Hier stelle ich eine Fehlerhaftigkeit in den Angaben betreffs der Ökologie des *Lumbriculus* fest; DOFLEIN (HESSE und DOFLEIN 1914, S. 238, 239) rechnet nämlich *Lumbriculus* zu den röhrenbauenden Formen.

In diesem Fall hat WAGNER einen Irrtum begangen wenn er annimmt, dass O. FR. MÜLLER, der Beobachtungen an den *Tubificiden* gemacht hat, mit seinem Ausdruck »Röhren« die Röhrenkonstruktionen dieser Tiere gemeint hat. Mit diesem Ausdruck hat MÜLLER nur *das Tier selbst* gemeint; denn er sagt: »Diese beweglichen Röhren sind Würmer«; MÜLLER hat auch beobachtet, dass »erdigte Teile durch die Röhren aufsteigen und in einem Bogen herabfallen«, womit er die Detritusabsetzung gemeint hat, die man infolge der Durchsichtigkeit des Tieres in allen ihren Phasen verfolgen kann. Dieser Prozess hat nichts mit der Konstruktion von Röhren zu tun, wie WAGNER anzunehmen geneigt ist.

Indessen ist es mir gelungen diese Sache feststellen zu können, die äusserst einfach in ihren Details ist. Die Tiere haben gewöhnlich den Hinterkörper über den Schlamm ausgestreckt und zeigen dabei eine wellenförmige Bewegung. Ich konnte beobachten, wie diese sich verändert zu einer allmählich gleichartigen, wenn auch so zu sagen mehr energischen. Der Hinterkörper¹ bewegt sich in so grossen Schwingungen hin und zurück, dass er fest gegen den Schlamm gedrückt wird, wobei

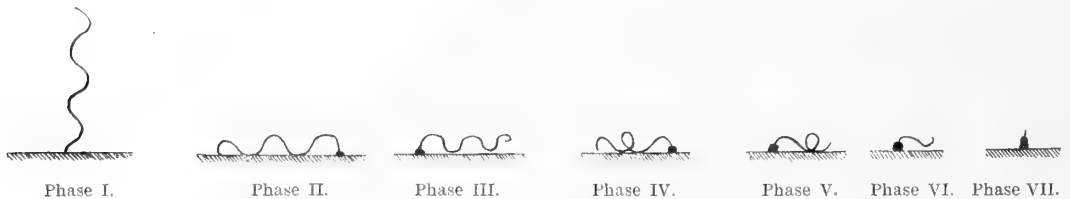


Fig. 1.

gleichzeitig grosse Massen von Schlammteilchen an demselben kleben bleiben. Während dieser unausgesetzt fortgesetzten oszillierenden Bewegungen zieht sich das Tier langsam unter die Schlammoberfläche, wodurch die Schlammteilchen, die am Hinterkörper haften, an der Mündung zum unterirdischen Gange in Form einer Hülse abgestrichen werden. Diese Bewegungen sind ziemlich heftig, und man erhält, wenn man sie das erstemal beobachtet, ohne ihre Bedeutung zu kennen, unwillkürlich die Auffassung, dass das Tier einem schweren Angriff ausgesetzt ist, gegen den es reagiert. Es erinnert an die schleudernde Bewegung, die einen Regenwurm durchläuft, wenn er querdurchgeschnitten ist. Nach einer solchen Prestation, die höchstens 3—4 Sekunden dauert, kommt der Hinterkörper des Tieres, nachdem er sich einige Augenblicke unten im Schlamm befunden hat, wieder zum Vorschein und setzt die normale oszillierende Bewegung fort. Meistens erreicht die Röhre keine nennenswerte Höhe durch eine einzige solcher Serien von Bewegungen, sondern die Reaktion muss mehrmals wiederholt werden. Ich will durch einige schematische Bilder die Röhrenbaubewegungen illustrieren (Fig. 1). Phase I zeigt die normale Stellung des Hinterkörpers, ehe die erwähnten Bewegungen sichtbar werden, Phase II, wie bei den eintretenden Röhrenbewegungen der Hinterkörper gegen

¹ Was ich hier und weiterhin als »Hinterkörper« bezeichne, ist der freie distale Teil des Tieres, der über den Schlamm ausgestreckt ist. Durch diese Terminologie erspare ich langwierige Umschreibungen.

den Schlamm presst. Phase III zeigt, wie das Tier den Hinterkörper zur entgegengesetzten Seite hinübergeschwängt hat; Phase IV, wie das Tier den Hinterkörper zur vorherigen Seite zurückgebracht und dabei in denselben eine Öse geschlagen hat, während es in Phase V wieder den Hinterkörper zur andern Seite geführt hat. Unterdessen wandert die Öse von der Basis des Hinterkörpers aus hinauf zur Spitze, wie aus Phase VI hervorgeht. Während all diesen Bewegungen hat das Tier sich allmählich hinunter in die Röhre gezogen, und in Phase VII erscheint nur ein unbedeutender Teil desselben oberhalb des Schlammes. Die Schlammpartikelchen werden zu solchen Röhren zusammengeklebt durch ein Sekret, das in reichlicher Menge von Hautdrüsen abgesondert und bei den beschriebenen Bewegungen herausgedrückt wird. Es besteht aus Mucin; denn es wird durch Muchämatin blau gefärbt. Wenn man die Röhre vorsichtig im Wasser knetet, kann man die Schlammpartikelchen abwaschen, sodass das Bindemittel fast rein zurückbleibt.

Diese schornsteinartigen Röhren bilden die direkte Fortsetzung der Gänge hinunter in den Schlamm, und gehen ohne Grenze in diese über, die mit einer Schleimhülle von derselben Art bekleidet sind. Lebt das Tier in genügend feinkörnigem Schlamm, so ist es ohne grössere Schwierigkeit möglich, durch vorsichtige Spülung mit der Pipette, cm-lange Stücke dieser Tapezierung frei zu präparieren.

Die Tiere führen die gleichen beschriebenen Bewegungen in jedem Detail auch bei umgekehrter Orientierung aus, d. h. wenn die Schlammoberfläche nach unten gekehrt ist. Um den Schlamm nun zurückzuhalten, waren die Mündungen der Experimentkulturen¹ mit Stramin überbunden. Nun sind jedoch die Bewegungen ohne Erfolg, da auf der nach unten gekehrten straminüberkleideten Oberfläche keine Schlammpartikel vorhanden sind. Dekapitierte Tiere führen ganz normale Röhrenbewegungen aus, ebenso wie solche, die einen kleineren Teil ihres Hinterkörpers verloren haben.

Was das auslösende Irritament betrifft, so muss dieses von Kontaktnatur sein, derselbe Fall, wie ihn LOEB (1891) bei *Cerianthus membranaceus* und *Spirographis Spalanzanii* bei Sezernierung des Schleims, womit diese Formen ihre Röhren konstruieren, fand. Was die *Tubificiden* betrifft, so sind ihre Röhren unter den verschiedenartigsten äusseren Bedingungen vorhanden. Z. B. üben O₂ und CO₂ vielleicht mit Ausnahme der aller stärksten Konzentrationen keinen Einfluss auf den Röhrenbau aus; nur bei Asphyxie sind keine Röhren zu entdecken. Die einzig notwendigen Bedingungen sind Schlamm und eine Wasserschicht darüber.

Übrigens bauen nicht alle Individuen in einer Kolonie Röhren. Einige verlängern nämlich nicht den unterirdischen Gang, der statt dessen nach oben hin mit einer trichterförmigen Ausweitung abschliessen kann, welche dadurch entsteht, dass das Tier mit seinen wellenförmigen Bewegungen das Material in der Mündung des Ganges zusammenpackt. Die Röhre kann von wechselnder Höhe sein; die Regel

¹ Eine Experimentkultur = ein Tier + die bis zum Rand mit Schlamm gefüllte Glasröhre (S. 53).

hierbei ist, dass sie nie über die Spitze des Hinterkörpers reicht, wenn dieser in normaler Höhe ausgestreckt ist. Die ökologische Funktion der Röhren ist nicht ohne weiteres klar. Dass sie Bedeutung für den Schutz des Tieres haben, ist sicher. Aber eigentümlich ist, dass diese ihre Bedeutung in Konflikt zu kommen scheint mit der Funktion des freien Hinterkörpers als ein respiratorisches Organ.

In diesem Zusammenhang will ich auf eine Eigentümlichkeit hinweisen. Der Hinterkörper des *Tubifex* kann manchmal ganz mit *Vorticelliden* bedeckt sein. Ob diese als Parasiten oder verhältnismässig unschuldige Epizoen anzusehen sind, habe ich nicht feststellen können. In höherem Maasse schädlich scheinen sie jedoch nicht zu sein; denn ich konnte mehrere Monate *Vorticella*-infiziertes Material zur Verfügung haben, ohne bei *Tubifex* irgendwelche spontan eintretende Degeneration konstatieren zu können. Das merkwürdigste ist, dass, während in einem Teich alle *Tubifex*-Individuen ohne Ausnahme vollständig in eine solche *Vorticella*-Bekleidung eingehüllt sein können, ich bei den *Limnodrilus*-Individuen, die gleichzeitig aus demselben Wasser geholt sind, niemals eine einzige *Vorticella* gesehen habe. Diese feine Spezialisierung, die wir betreffs der Epizoen hier und anderswo immer treffen, ist geeignet, die grösste Verwunderung zu erregen, besonders, wenn man mit in Berechnung zieht, dass *Tubifex* und *Limnodrilus* sowohl systematisch wie ökologisch einander sehr nahe stehen, welche Tatsache in diesem Fall vielleicht das allerbedeutungsvollste ist.

Die Rolle der Tubificiden als Indikatoren auf verunreinigtes Wasser.

Alle Verfasser, welche die Ökologie des Süsswassers studiert haben, sind sich darin einig, dass die *Tubificiden* durch ihr Vorkommen ein höchst verunreinigtes Wasser indicieren. Deshalb rechnen KOLKWITZ und MARSSON (1909) in ihrem ökologischen System »der tierischen Saprobien« *Tubifex* zu den *polysaproben* und *α -mesosaproben Organismen*, während *Limnodrilus Hoffmeisteri* *α -mesosaprob* ist. THIENEMANN (1915, S. 24) ist auch geneigt, die erst erwähnte Gattung ungefähr auf die Grenze zwischen die *α -mesosaproben* und die *polysaproben Organismen* zu stellen. Auch FEHLMANN (1917) bezeichnet die *Tubificiden* ohne weiteres als Indikatoren auf ein verunreinigtes Milieu, und sieht sie als »Schmutzfinken erster Ordnung« an. Unzweifelhaft sind sie, den Verhältnissen eines saprobisierten Wassers gegenüber, als sehr resistent anzusehen. Die *Tubificiden* können in dieser Hinsicht gleich verschiedenen Typen der *Chironomiden*-Larven als ein Vorposten von höher organisierten Tieren bezeichnet werden, die dem infragekommenden Milieu gegenüber keine besonders auffällige äussere morphologische Anpassung der respiratorischen Mechanismen zeigen, wie dies im Gegensatz hierzu bei *Eristalis*, *Ptychoptera*, *Stratiomys* und anderen *Dipteren*-Larven der Fall ist. Diese, die gewöhnlich in seichtem Wasser leben, sind mit einer langen Tracheenröhre, die sie zur Wasseroberfläche hinaufführen, ausgerüstet. Dadurch sind sie auf effektive Art gegen O₂-Mangel geschützt,

der sonst in verunreinigtem Wasser die Respiration unmöglich zu machen droht. Es ist nämlich nicht so sehr die durch die Fäulnisstoffe verursachte direkte Giftwirkung, die die Fauna schädigt, sondern die O_2 -Zehrung, die durch die erwähnten Verunreinigungen in hohem Grade gesteigert wird. Das betonen sowohl KOLKOWITZ und MARSSON (1909, S. 131) wie auch besonders THIENEMANN (1915, S. 25). STEINMANN und SURBECK (1918) dagegen haben die Sache anders zu erklären versucht, wenn auch mit Unrecht, was ich zum Teil in einer besonderen kleineren Untersuchung behandelt habe (ALSTERBERG 1920).

Aber damit ist das Problem noch nicht ohne weiteres klar; denn man könnte ja glauben, dass die Eigenschaft der *Tubificiden*, das saprobisierte und damit O_2 -arme Wasser vorzuziehen, auf einer Giftwirkung des Sauerstoffs beruhen könnte. Ich habe jedoch in meinen Experimenten meistens sehr gutes Wasser benutzt, dann und wann Wasser mit sehr hoher O_2 -Spannung, ohne dabei eine schädliche Wirkung auf das Tier konstatieren zu können. WAGNER (1906) glaubte allerdings gefunden zu haben, dass *Tubifex* »für das Leben in reinem Wasser nicht geeignet ist«, hat aber dabei einen Irrtum begangen, der noch weiterhin näher beleuchtet werden soll (S. 30). Ohne Schlamm halten *Tubifex* und *Limnodrilus* mehrere Monate in O_2 -reichem Wasser aus¹ und wenn sie gleichzeitig Schlamm zur Verfügung haben, wachsen sie, werden geschlechtsreif und produzieren Eikapseln, die sich genau wie unter normalen Verhältnissen entwickeln. Wir können aus diesen Tatsachen verstehen, dass O_2 -reiches Wasser jedenfalls nicht auf diese Tiere giftig wirkt. Man wird tatsächlich, wenn der Boden als Nahrungssubstrat geeignet ist, auch in Wasseransammlungen mit verhältnismässig O_2 -reichem Wasser, ihr gänzliches Fehlen sehr selten konstatieren, mag die Anzahl auch wechseln.

Damit haben wir gefunden, dass bei Vorhandensein von O_2 , die verschiedenen O_2 -Konzentrationen nicht ohne weiteres die Verhältnisse betreffs der Ausbreitung der *Tubificiden* erklären; denn dadurch wird nicht, wie wir gefunden haben, die Massenentwicklung in den respiratorisch schlecht ausgerüsteten Gewässern zu verstehen ermöglicht. Wir müssen vielmehr die Nahrungsökologie der *Tubificiden* untersuchen. Wo sie in grossen Mengen auftreten, ist der Schlamm stark mit organischen Abfallstoffen gemischt und deshalb in einen intensiven Verwesungszustand versetzt. Die *Tubificiden* fordern für eine Massenentwicklung ein nahrungsreiches Substrat, oder wenigstens, dass die Nährstoffe in grossen Mengen vorkommen. Aber diese Forderungen sind nur in den stark saprobisierten Gewässern vorhanden. »Die *Tubificiden* sind zunächst nicht Abwasserwürmer, sondern Schlammwürmer«, sagt HENTSCHEL (1917, S. 153) sehr treffend. Je grösser deshalb die Saprobisierung, desto nahrungsreicher der Schlamm, der abgelagert wird, und desto grösser die Zahl der *Tubificiden*. Somit reagieren die sonst *eutrophen* Organismen mit »Massenaufreten« auf *eutrophe* Verhältnisse.

¹ Jedoch ist es möglich, dass sehr hohe O_2 -Konzentrationen tödlich auf diese Tiere wirken (cfr. GAARDER 1918), Verhältnisse, die sie jedoch unter ökologischen Umständen leicht umgehen.

Nun können wir wieder zu der Bedeutung des Sauerstoffs zurückkehren. Ich konstatierte, dass in dem Teich auf Allhelgonabacken, gleich in der Nähe der Universitätsbibliothek, die *Tubificiden*-Fauna, die sich während des Hochsommers in ungeahntem Grade entwickelt hatte, im Spätsommer schnell verschwand, im Zusammenhang mit der überhandnehmenden *Lemna*-Vegetation. Diese legte sich wie ein für Licht undurchdringlicher Teppich auf die Wasseroberfläche, wodurch das assimilierende Phytoplankton abstarb, das Wasser O_2 -frei wurde und gleichzeitig sich nun auf dem Boden Material von toten Organismen in grosser Menge ansammelte. Der Bodenschlamm, der ganz schwarz gefärbt war, erhielt eine ausserordentlich lose Konsistenz und roch stark nach H_2S ; die *Tubificiden*-Fauna verschwand, um erst Mitte April des nächsten Jahres sich wieder zu entwickeln. Wahrscheinlich durchleben die Tiere, die somit nicht eine unbegrenzt lange Zeit das Verschwinden des O_2 ausdauern können, den Winter im Eistadium, was man daraus schliessen kann, dass sie im April anfangs sehr klein waren. In Teichen und Seen, wo keine solch übertriebene Produktion von organischem Material zustande kommt, überleben sie, wie ich gefunden habe, den Winter als ausgewachsene Tiere, was ja auch mit den Angaben von DITLEVSEN (1904) übereinstimmt. Doch halte ich für wahrscheinlich, dass ihr Auftreten auch hier wenigstens nüanciert periodisch ist; denn die Individuenmenge ist frühzeitig im Frühling viel kleiner als im Herbst. Auch in den Seen ist möglicherweise eine Periodizität vorhanden; denn so glaube ich einige Eigentümlichkeiten in der durchschnittlichen Grösse der Tiere, die ich in den Seen bei Plön gesammelt habe, am besten deuten zu können. Wir beobachten hier, dass das Wasser nach den Jahreszeiten seine Reinheitsqualität und sein Produktionsbild verändern kann, (im vorigen Falle war die Veränderung durch die *Lemna*-Wucherung verstärkt). Im Herbst, wenn die Planktonorganismen absterben, wird ein Wasser oft polysaprob und erhält eine polysaprobe Organismenwelt. Im Frühling, wenn die assimilierenden und O_2 -produzierenden Organismen überhand nehmen, verschwinden die für die polysaprobe Zone charakteristischen *heterotrophen* Organismen, und das Wasser bekommt in bezug auf Reinheit seine mesosaprobe Natur wieder. Diese Successionsverhältnisse sind besonders in kleineren Wasseransammlungen ausgeprägt (NAUMANN 1919 a).

Nun kommt betreffs der Bodenfauna eine Komplikation hinzu, dadurch dass diese Fauna bei einer jeden Wasseransammlung auf ein mehr oder weniger stark saprobisiertes Milieu deutet, selbst wenn das Wasser an und für sich oligosaprob oder selbst katharob zu bezeichnen ist. Die Bodenablagerungen bestehen nämlich aus einer Akkumulation der faulenden und verwesenden autochtonen und allochtonen Partikel, die sedimentiert werden. Sogar die Alpenseen, die wenigstens ziemlich reines Wasser haben sollen, haben eine Bodenfauna, die auf eine Saprobisierung hindeutet, eine Tatsache, die laut THIENEMANN (1915, S. 30) auch für die Seen des deutschen Flachlands gilt und zwar in noch höherem Maasse. Tatsächlich werden wir finden, dass in jedem Wasser die von NAUMANN (1919 a) aufgestellten Milieuspektrenbegriffe sich *nicht nur zeitlich*, wie in den oben erwähnten Successionen,

projizieren lassen, sondern auch *in dem vertikalen Niveau* (RUTTNER 1914, NAUMANN 1919 a), und zwar so, dass immer die am meisten saprobisierte Schicht am untersten gelegen ist, die weniger saprobisierte höher, je nach dem Niveau. Auch hier lässt sich mit grösster Leichtigkeit die von KOLKWITZ und MARSSON aufgestellte ausgezeichnete Terminologie (1908, 1909) anwenden. Mit Rücksicht darauf werde ich in Übereinstimmung mit THIENEMANN die Organismen wie z. B. *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven, die auf oder in der Schlamm-Oberfläche leben, oder irgendwie daran gebunden sind, als α -mesosaprob bezeichnen. Dass die hierhergehörigen Milieuverhältnisse gewöhnlich in dieser Weise beschaffen sind, werde ich in den folgenden Abschnitten der Abhandlung beweisen. Dass die Tiere viel weniger zahlreich sind, wenn O_2 in dem Tiefenwasser teilweise oder ganz verschwunden ist, habe ich in den Seen bei Plön gefunden. Dagegen kann ich nicht der Ansicht beipflichten, dass *Tubifex* als ein polysaprobierender Organismus zu bezeichnen wäre; denn die polysaprobe Stufe ist gewöhnlich in die unter der Schlammoberfläche gelegenen Schichten zu verlegen. Die hierhergehörigen Organismenwelt wird auch von LAUTERBORN (1915) ohne weiteres als tatsächlich polysaprob bezeichnet. Die über der Schlammoberfläche gelegene Wasserschicht ist, wenigstens in dem eutrophen Wasser, als β -mesosaprob zu bezeichnen. Sie erstreckt sich oben bis zum Metalimnion, und über diesem haben wir bis zur Wasseroberfläche oligosaprobe Verhältnisse. Betreffs des oligotrophen Wassers sind wir nicht so gut orientiert. Hier ist möglicherweise die β -mesosaprobe Stufe auf eine ganz dünne Wasserschicht, gleich in der nächsten Nähe der Schlammoberfläche, beschränkt. Ob das Metalimnion als eine Grenze zwischen den verschiedenen Reinheitsgraden eines Wassers anzusehen ist, z. B. zwischen einer oligosapoben und einer katharoben Stufe, wissen wir nicht.

Damit will ich meinen Standpunkt betreffs der Verbreitung der *Tubificiden* und ihrer Rolle als Abwasserindikatoren folgenderweise zusammenfassen¹. Die Tiere sind gleichermassen von den respiratorischen und den nutritiven Verhältnissen abhängig. Sie können nicht übermässig lange Zeit O_2 -Armut und Fäulnisstoffe aushalten, darum verschwinden sie z. B. beim Auftreten der *Lemna*-Vegetation und bei O_2 -Armut in dem Tiefenwasser, Folgeerscheinungen eines allzu grossen Nährstoffreichtums oder einer übertriebenen Sedimentation. Andererseits sind die *Tubificiden* an ein nahrungsreiches, in grosser Menge vorhandenes Substrat gebunden; dies kann nicht leicht realisiert werden, wenn das Wasser nahrungsarm und infolgedessen konstant O_2 -reich ist². Die Ökologie der *Tubificiden* balanciert deshalb zwischen Nahrungsreichtum und O_2 -Mangel einerseits und Nahrungsarmut und O_2 -Reichtum andererseits. Es ist selbstverständlich, dass Organismen, die in ökologischer

¹ Dagegen ist es nicht meine Meinung durch diese kurze Auseinanderlegung den Saprobienbegriff zu analysieren. Betr. diese Frage kann ich nur auf einige in der Litteraturverzeichnis erwähnten Verfasser hinweisen, z. B. KOLKWITZ u. MARSSON, NAUMANN, THIENEMANN, FEHLMANN, STEINMANN u. SURBECK, NORDQUIST.

² Ich sehe von den O_2 -Anreicherungen ab, die in den mit assimilierenden Organismen stark bevölkerten Wasseransammlungen zufälligerweise auftreten und besonders durch Übersättigungen ihre labile Beschaffenheit prägen.

Hinsicht zwischen diesen Alternativen balancieren, äusserst empfindlich gegen Veränderungen des Mediums sein müssen. Diese Balance, die verschiedenartig sein muss in jedem chemisch oder physikalisch differenten Wasser, wie oligotrophen, eutrophen, heterotrophen und dystrophen Gewässern, Teichen, Seen, Flüssen, seichtem oder tiefem Wasser, ist das grosse Problem in den Anpassungen dieser Tiere; unter den verschiedensten Umständen und auf komplizierteste Art macht sie sich ungemein durchgreifend bemerkbar.

In diesem Zusammenhang will ich auch auf das hinweisen, was ich schon in der Einleitung berührt habe und in einer bald abgeschlossenen Untersuchung abhandeln werde, nämlich dass die *Tubificiden* nicht nur als »Abwasserdominanten« (STEINMANN und SURBECK, 1918) einen bestimmten Reinheitsgrad des Wassers bezeichnen, sondern dass sie auch ein sehr wichtiges Bindeglied in der Produktionsmechanik bilden, die durch besondere Korrelationen zwischen den Schlammablagerungen und dem zugehörigen Wassertyp bestimmt ist.

Lauterborn's sogenannte "sapropelische Lebewelt".

Ich will diesen allgemeinen Teil mit der Aufklärung über eine wichtige Terminologiefrage beschliessen. LAUTERBORN (1901, 1908, 1913, 1915) benutzt in verschiedenen Publikationen den Begriff »sapropelische Lebewelt«. Mittlerweile braucht auch POTONIÉ (a 1908, b 1911, c 1912) in seiner neugeschaffenen limnogeologischen Nomenklatur einen Ausdruck »Sapropel«, der dem schwedischen schon lange Zeit wissenschaftlich allgemein benutzten Terminus »Gyttja« entspricht, der im Gegensatz steht zu der Bezeichnung »Dy«, welche Ablagerung NAUMANN (1921 c) »Tyrfofel« benennt. Einheitlich mit dieser limnogeologischen Nomenklatur musste LAUTERBORN's Ausdruck »sapropelische Lebewelt«, eigentlich eine Tierwelt bedeuten, welche direkt in, oder in unmittelbarer Nähe dieser sapropelischen Ablagerungen lebt, also etwa eine »Sapropelfauna« oder »Gyttja-Fauna«, im Gegensatz zu der »Tyrfofelfauna«, die in Dy-böden existiert. In dieser Auffassung wird man durch die Äusserung LAUTERBORN's selbst bestärkt (1915, S. 400): »Die sapropelische Lebewelt umfasst, wie der Name sagt, die Tier- und Pflanzenwelt des faulenden organischen Schlammes am Grunde der Gewässer, des Süsswassers wie auch des Meeres«.

Jedoch ist ein solches gegensätzliches Verhältnis von LAUTERBORN nie in Betracht gezogen worden, was daraus hervorgeht, dass er bei der systematischen Beschreibung dieser »sapropelischen Lebewelt« weder die *Tubificiden* noch die *Chironomiden*-Larven noch eine Reihe anderer Typen aufzählt, sondern im Gegenteil ihr Fehlen betont. (1915, S. 462). Dass er ein anderes, gegensätzliches Verhältnis in Betracht zieht, geht aus einer andern Äusserung hervor. (LAUTERBORN 1913, S. 866). »Zu den typischen Saprozoen zählen neben den — — sapropelischen Formen von Protozoen noch — — *Oligochaeten*, wie *Tubifex*, *Limnodrilus*, — Fliegenlarven der Gattungen

Eristalis, *Ptychoptera*, *Psychoda*¹, sowie zahlreiche Vertreter der Familie der *Chironomiden* (*Tendipediden*)».

LAUTERBORN hat selbst die Inkongruenz eingesehen, die zwischen seiner Terminologie und der von POTONIÉ geschaffenen limnogeologischen herrscht, und hebt das hervor, indem er sagt (1915, S. 398): »POTONIÉ, der meine Arbeit nicht gekannt zu haben scheint, fasst den Begriff des »Sapropels« weiter als ich denjenigen der eigentlichen sapropelischen Lebewelt«. Um einigermaassen erklären zu können, was LAUTERBORN als »Sapropel« respekt. »sapropelische Lebewelt« angesehen hat, sehe ich mich genötigt, aus der von POTONIÉ nicht genügend beachteten LAUTERBORNSchen Abhandlung (1901) folgendes lange Citat anzuführen: »In jenen kleinen, meist stark mit Schilfrohr bewachsenen Teichen und Tümpeln, deren Spiegel eine grüne Decke von Wasserlinsen (*Lemna*) überzieht und deren Wasser von *Ceratophyllum*-Büschchen und *Lemna trisulca* durchwuchert ist, finden wir den Boden meist von einer oft sehr mächtigen lockeren Schlammenschicht bedeckt, die sich fast völlig aus faulenden Pflanzenresten (besonders abgestorbenen, gebleichten *Lemna*-Pflänzchen) zusammensetzt. Die Oberfläche dieses Schlammes bekleiden blau- oder gelbgrüne Rasen von *Oscillarien* (besonders *O. limosa* und *O. chlorina*), welche oft auch die Wasserpflanzen in schlüpfrigen Massen umspinnen. Nach unten zu nimmt der Schlamm eine tintenschwarze Färbung an und entwickelt einen sehr starken Geruch nach H_2S .«².

Dieses Citat ist die von POTONIÉ nicht genügend beachtete Definition LAUTERBORN's von »Sapropel«. Wir haben in dieser Definition den genauen Unterschied zu sehen zwischen »Sapropel«, so wie er nach LAUTERBORN's Auffassung beschaffen ist, und den übrigen Ablagerungen, die ohne Zweifel auch zu den sapropelischen Typen gehören. Und gerade durch diese Definition hat LAUTERBORN einen Grund geschaffen für die scharfe und konzise Unterscheidung zwischen einerseits den »typischen Saprozoen«, die zu rechnen sind unter die »sapropelische Lebewelt«, welche in dem »faulenden organischen Schlamm am Grunde der Gewässer« lebt, und andererseits den übrigen »typischen Saprozoen«, z. B. den *Tubificiden*, die gar nicht zu dieser »sapropelischen Lebewelt« gerechnet werden sollten. In welcher Hinsicht der Schlamm, in dem die *Tubificiden*, *Chironomiden*-Larven etc. leben, sich von dem verwesenden, organischen Schlamm unterscheidet, in welchem sich die »sapropelische Lebewelt« aufhält, darüber gibt uns LAUTERBORN ganz einfach überhaupt keine Erklärung.

Diese ganze Begriffsverwirrung rührt einfach daher, dass LAUTERBORN seine äusserst unklare Terminologie, deren Termen er gar nicht ordentlich definiert, der limnogeologisch eingebürgerten gegenüber aufrechtzuhalten sucht. Um diese ganze Unklarheit zu vermeiden, ist es am besten, den Begriff »sapropelische Lebe-

¹ *Ptychoptera* und *Psychoda* gehören zu *Nematocera*, und nicht zu den Fliegengattungen!

² Also ziemlich genau der vorher erwähnte Wassertyp, dessen allmähliches Entstehen die Ursache war, dass die *Tubificiden*-Fauna im Spätsommer verschwand (S. 10.).

welt» abzutun und statt dessen den Begriff »*Sapropelfauna*»¹ zu brauchen, der mit der Terminologie der Limnogeologen übereinstimmt. Danach steht der Ausdruck »Sapropelfauna« (oder »Gyttjafauna«) im Gegensatz zu dem Ausdruck »*Tyrfopelfauna*« (oder »Dyfauna«).

Übrigens kann, wie wir schon gesehen haben, die Fauna in ein und derselben Schlammablagerung verschiedenen ökologischen Gebieten angehören, abhängig von dem Niveau in vertikaler Richtung; denn wir haben ja gefunden, dass andre ökologische Bedingungen existieren müssen für Tiere, die an der Schlammoberfläche und in unmittelbarem Kontakt mit dem Wasser leben, als für Organismen, die ganz im Schlamm eingeschlossen leben. Die vorherige α -mesosaprobe Organismengruppe will ich in den Terminus die »*episapropelische*« (= »*oberflächensapropelische*«) Fauna zusammenfassen, worauf die *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven, die die wichtigsten Konstituenten dieser Fauna bilden, zurückzuführen sind. Doch bleibt die Frage offen, ob wenigstens einige, höhere Organismen, die den entgegengesetzten Typ, also eine »*endosapropelische*« (= »*immensapropelische*«) Fauna darstellen, dauernd ganz eingeschlossen in dem Sapropel leben².

II. Das Milieu der Tubificiden in ökologischer Beziehung.

Die respiratorischen Eigenschaften des Milieus der Tubificiden.

Nachdem ich über die Ökologie der *Tubificiden* mehr allgemein berichtet habe, will ich zu einer spezielleren Behandlung des Gebietes übergehen. Meine Untersuchung geht in erster Linie darauf aus, die Respiration der *Tubificiden* und damit zusammenhängende Probleme klarzulegen. Auf Grund dessen, was ich weiterhin des öfteren betonen werde, steht die Respiration dieser Tiere im engsten Zusammenhang mit ihrer ganzen Ökologie. Jedoch stösst man bei einer Untersuchung derselben auf ziemlich schwierige Verhältnisse, da die Tiere zum grossen Teil in die oberste Schicht des Schlammes eingebohrt leben, und nur einen geringen Teil des Körpers über den Schlamm hinausgestreckt haben. Die *Tubificiden* sind deshalb als Tiere zu bezeichnen, die in zwei Medien leben. Da ich nun die Respiration vor allem von ökologischen Gesichtspunkten aus untersuchen wollte, konnte ich nicht wie PAUSE (1919) oder BOUNHIOL (1902) mein Untersuchungsobjekt von dem Schlamm,

¹ PAUSE (1919) benutzt auch denselben Begriff »Sapropelfauna«, jedoch ohne diese zu definieren und augenscheinlich ohne sich ganz klar zu sein über den Doppelsinn in der LAUTERBORNschen Terminologie; denn er sagt (PAUSE l. c. S. 353): »Die Larve von *Chironomus gregarius* gehört zu den typischen Vertretern der Sapropelfauna. Mit ihr zusammen findet man stets *Tubifex* etc. Nun hat ja LAUTERBORN die Abwesenheit dieser Formen betont!

² Diese letzten Begriffe stimmen in keiner Weise mit den beiden ökologischen Bodenfaunagruppen überein, die PETERSEN (1913) nach ganz andern Gesichtspunkten für marine Verhältnisse aufstellte, nämlich der *Paafauna* und *Ifauna*.

in dem es unter natürlichen Verhältnissen eingebohrt sitzt, isolieren. Meine Untersuchung musste also ausgehen von einer Behandlung jedes einzelnen der beiden Medien. Erst dann war es möglich, ihr Zusammenwirken in respiratorischer Beziehung zu untersuchen.

Der O₂-Gehalt des Schlammes.

Bei Lösung dieser Frage ist es am besten auszugehen von dem, was man in erwähnter Hinsicht über den nicht allzu stark durchfeuchteten Boden weiss. Dieser ist immer mehr oder weniger locker. Hierzu tragen in nicht geringem Grade die den *Tubificiden* verwandten *Lumbriciden* bei, die durch ihre bekannte Wirksamkeit die Durchlüftung der Erde in hohem Maasse erleichtern. HENSEN (1877) fand, dass sie vertikal verlaufende Gänge 3, 4 sogar 6 m. tief in die Erde bohren. Durch diese Wirksamkeit der Regenwürmer wird die Erde noch mehr der atmosphärischen Einwirkung ausgesetzt. Von allergrösster Bedeutung ist hier das Regenwasser; es ist in hohem Maasse O₂-gesättigt und sickert, wenn es auf eine ausgetrocknete Erdoberfläche trifft, in die Höhlungen ein. Es ist offenbar, dass auf diese Weise bedeutende Quantitäten von O₂ der Erde zugeführt werden und den darin lebenden Organismen zugute kommen. Wenn nun die Bodenfeuchtigkeit einsickert oder durch das Wurzelsystem der Pflanzen aufgezogen wird, muss hierdurch die atmosphärische Luft mit ihrem bedeutenden O₂-Gehalt so zu sagen in den Boden gepumpt werden, und die respiratorischen Verhältnisse in diesem Medium weiterhin verbessern. Dass der O₂-Gehalt der Bodenluft sehr hoch ist, geht aus den Untersuchungen von PETTENKOFER (1871, 1873) hervor. Im Dresdner botanischen Garten enthielt sie eine O₂-Konzentration, welche auf 6 m. Tiefe zwischen 16,7—13,6 %, auf 4 m. Tiefe zwischen 17,3—15,6 % und auf 2 m. Tiefe zwischen 19,7—16,2 % fluktuierte. Aber ehe die hohe O₂-Konzentration von einiger Bedeutung für eine obligat aërobiontische Fauna werden kann, ist es notwendig, dass grössere Mengen solcher Luft zur Verfügung stehen. Dies ist auch wirklich der Fall. »Man kann sich aber mit dem eignen Mund leicht überzeugen, dass durch eine Röhre, welche die Luft 14 Fuss unter der Oberfläche aus dem Boden hervorholt, ganz mit derselben Leichtigkeit zu saugen ist, als wenn ein ebenso weites und langes Bleirohr in der freien Luft liegt.« (PETTENKOFER 1871.)

Aber, wenn der Boden von einer Wasserschicht durchtränkt und überdeckt wird, werden seine O₂-Verhältnisse ganz anders, wie schon aus den Untersuchungen von HESSELMAN (1910) hervorgeht. Nun ist die atmosphärische Luft mit ihrem grossen O₂-Gehalt definitiv ausgeschlossen und statt dessen kommt nur ein Gasaustausch zwischen dem Boden und der nächsten Wasserschicht in Frage. Wasser im Gleichgewicht mit einer reinen O₂-Atmosphäre vermag bei + 10° C und 760 mm. Hg. 5 vol. % O₂ zu lösen. Da die Luft nur 21 % O₂ enthält und eine Flüssigkeit, in Berührung mit einer Gasmischung, aus dieser von jeder Gasart nur eine Menge ab-

sorbiert, die dem Partialdruck der infragekommenden Gasart entspricht, so enthält natürliches Wasser unter gewöhnlichen Umständen nur höchstens 1 % O_2 . Manchmal kann jedoch der O_2 -Gehalt des Wassers beträchtlich höher sein, auf Grund der O_2 -Produktion der assimilierenden Pflanzen, aber meistens liegt der O_2 -Gehalt bedeutend unter dem oben theoretisch berechneten, wegen der ständig im Wasser vorsichgehenden Oxydationsprozesse. Indessen sind meistens die untersten Wasserschichten eines Beckens sehr O_2 -arm, wie die Untersuchungen JACOBSEN'S (1873) und THIENEMANN'S (1920 a) gezeigt haben. Demnach steht in letzterem Fall der O_2 -Gehalt der Bodenablagerung im Verhältnis zu einem relativ O_2 -armen Medium, was nicht der Fall ist bei der trockenen Erde.

Wir ersehen aus der Beschreibung über die Durchlüftung des trocknen Bodens, wie dieser durch seine poröse Struktur begünstigt wird. Nun ist allerdings der Schlamm im höchsten Grade unterminiert durch die *Tubificiden*-Gänge, die jedoch mit Wasser gefüllt sind. Sie können deshalb niemals dieselbe Bedeutung erlangen, wie das luftgefüllte Porensystem in trockner Erde. In diesem letzteren findet direkt ein Transport von Luft statt, während im Schlamm nur die Diffusion in Frage kommen kann, einerlei ob dieser porös ist oder nicht. Eine Durchfiltrierung von Wasser kommt im allgemeinen nicht in Frage, infolge der unterlagernden Lehmschichten, und im übrigen werden die Gänge durch die Wirksamkeit der Fauna verstopft. Wie aus den Untersuchungen von HOPPE-SEYLER (1894) u. HÜFNER (1897) hervorgeht, vermag die O_2 -Diffusion an und für sich wenig. Im freien Wasser wird der Sache aufgeholfen durch Wasserströmungen, die durch Wind und Temperaturwechsel verursacht werden. Im Schlamm sind diese Faktoren ausgeschlossen. Seine O_2 -Konzentration ist deshalb davon abhängig, wie viel die Diffusion ausrichten kann. Um den Effekt bestimmen zu können, den die O_2 -Diffusion in einem System von Schlamm-Wasser für den Transport von O_2 hinunter in den Schlamm hat, müssen wir die Chemie des Schlammes berücksichtigen. Hierin finden ständige und lebhaft reduzierende Prozesse statt infolge einer äusserst reichen physiologisch und ökologisch eigenartig gestalteten Welt von Mikroorganismen, die fakultativ oder obligat anaërob ist. Dass die chemischen Zersetzungen im Bodenschlamm besonders lebhaft sein müssen beruht darauf, dass dieser eine Akkumulation von leicht agilen *organischen* Stoffe des Wassers darstellt. Es ist klar, dass der O_2 der in den Schlamm hineindiffundiert sehr schnell verschwinden muss, in erster Linie durch physiologische Prozesse seitens der Organismen, in zweiter Linie durch chemische Prozesse ohne Mitwirkung dieser Organismen. Bei diesen werden die reichlich vorkommenden reduzierenden Substanzen, welche bei dem bakteriellen anaëroben Stoffwechsel frei werden, H_2S , H_3N Kohlenwasserstoffe u. s. w. oxydiert. »Die reduzierende Wirkung von Sapropel ist die Ursache, dass sich eiserne Gegenstände (Anker, Ketten) in Schlamm mit hinreichendem Sapropel-Gehalt ohne zu rosten halten und den Rost sogar verlieren. Verrostetes Eisenblech, das ich in Sapropel tat, war durch Reduktion nach einigen Wochen blank geworden«. (POTONIÉ, a 1908,

S. 15). Dies ist das einzige, richtige Experiment auf den O_2 -Gehalt des Schlammes, welches mir zur Kenntnis gekommen ist.

Ich habe über dieselbe Sache selbst besondere Experimente gemacht, wovon die wichtigsten nach Fig. 2 angeordnet waren. Ich füllte einen Zylinder mit Wasser, analysiert in bezug auf O_2 - und C_2O -Gehalt¹, und überband ihn mit weitmaschigem Stramin. Dieser Zylinder A wurde in einen grösseren Zylinder B gesetzt, der dann so hoch mit Schlamm gefüllt wurde, dass dieser ein höchstens 3 cm. dickes Lager auf dem Stramin bildete. Darauf wurde das Ganze unter einen Wasserhahn C gesetzt und ein sanfter Wasserstrom (c:a 1,5 l. pr. Stde) zirkulierte über die Schlammoberfläche in den grösseren äusseren Zylinder. Damit dies Spülwasser in so nahen Kontakt wie möglich mit der bedeckenden Schlammschicht kommen möchte, führte ich das Spülwasser vom Wasserhahn durch eine Glasröhre die nur 2 cm. oberhalb der Schlammoberfläche mündete. Im inneren Zylinder und im Spülwasser wurde ein Thermometer eingesetzt, aber eine konstante Temperaturveränderung, die in eine bestimmte Richtung wies, war nicht vorhanden. Die Temperatur schwankte zwischen $+19 - +20^\circ C$.

Nachdem das Experiment 6 Tage (144 Stunden) ununterbrochen unter Wasserspülung gestanden hatte, wurde es unterbrochen und das Wasser analysiert. Das Resultat ist in untenstehender Tabelle angegeben:

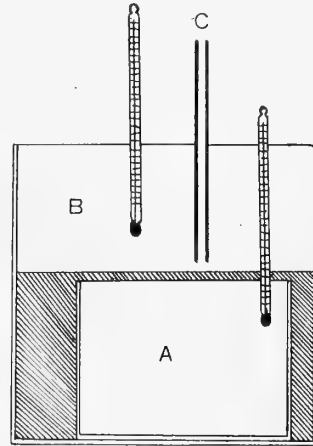


Fig. 2.

Figurerklärung im Text.

| | O_2 in $cm.^3$ pr l. | CO_2 in $cm.^3$ pr l. | H_2S |
|-------------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------|
| Beim Beginn des Experimentes | 5,4 | 2,5 | nicht vorhanden; |
| Beim Schluss des Experimentes | 0 | 28,4 ² | in grosser Menge. |

Während der 6 Tage hatte O_2 -reiches Wasser, welches von derselben Qualität war, wie das Wasser im inneren Zylinder am Anfang des Experimentes, ununterbrochen in unmittelbarer Nähe über der Schlammoberfläche zirkuliert, und ich kann ruhig behaupten, dass die Bedingungen für eine O_2 -Diffusion unten im Schlamm so günstig waren, dass sie in der Natur sicherlich als supraoptimal zu bezeichnen wären. Trotzdem verschwand der im Wasser des inneren Zylinders gelöste O_2 vollständig. Daraus ist ohne weiteres zu folgern, dass dem Schlamm mindestens auf 3 cm. Tiefe jede Spur von O_2 fehlt. Aber in dem Wasser des inneren Zylinders hatten sich ausserdem reduzierende Stoffe in grosser Menge angesammelt. Es ist demnach in chemischer Beziehung als noch schlechter zu bezeichnen, als es

¹ Bei der O_2 -Analyse benutzte ich die WINKLERSche Methode, und bei der CO_2 -Analyse titrierte ich die freie CO_2 mit 0,1-normaler Na_2CO_3 -Lösung und Phenolphthalein, als Indikator. Betr. dieser Analysenmethoden, s. KNAUTHE (1907), OHLMÜLLER-SPITTA (1910) und EMMERLING (1914).

² Der CO_2 -Gehalt, den ich in $cm.^3$ pr. l. anführe, ist in diesem Fall nicht korrekt analysiert, weil H_2S (eine Säure!) gleichzeitig vorhanden war.

der Wert der O_2 -Analyse ($= 0 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$) angibt. Nun könnte man allerdings den Vorwand gegen die Experimentanordnung machen, dass der Stramin Sitz für eine anaerobe Vergärung der Cellulose im Stramin selbst gewesen wäre. Darum habe ich später Kontrollexperimente nach eben angeführter Technik gemacht, aber anstatt Stramin benutzte ich weitmaschiges Tuch aus Pferdehaar. Das Resultat war auch in diesem Fall dasselbe.

Wir können bzgl. aller dieser Verhältnisse den Schluss ziehen, dass die O_2 -Zehrungsprozesse im Schlamm offenbar schon sehr nahe der Schlammoberfläche beginnen. Ich habe, auch wenn in den vorigen Experimenten die benutzte Schlamm-schicht nur 10 bis 12 mm. dick (mit dünneren Schichten habe ich nicht gearbeitet!) war, einen vollständigen O_2 -Schwund nach ziemlich kurzer Zeit (4 Tage; O_2 -reiches Wasserleitungswasser im Innen- und Aussengefäß) konstatiert, auch in dem Fall, wenn der Schlamm als sehr mager zu bezeichnen war. Darum will ich den Schluss ziehen, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen normaler Schlamm, der nicht allzu mager ist, sondern noch seine organische Beschaffenheit bewahrt hat, schon unter der allerobersten, oft noch nicht mm-dicken, Grenzzone völlig O_2 entbehrt. Gerade diese Schicht, welche als O_2 -Sperrschicht dient, wird oft durch ihre braune oder hellgraue Farbe markiert, zum Unterschied von dem unteren Lager, das mehr oder weniger dunkelgefärbt ist von Schwefeleisenverbindungen. Die Voraussetzung zur Bildung dieser Verbindungen liegt gerade darin, dass der Gehalt des Schlammes an reduzierenden Stoffen als O_2 -Sperrschicht wirkt (NAUMANN 1918). In dieser oberflächlichen Schicht haben wir eine eigentümliche Welt von Mikroorganismen zu suchen, besonders charakterisiert durch die *Beggiatoen*, *Purpurbakterien* und andere Organismen, welche bezeichnend sind für die Kontaktzone zwischen dem H_2S -charakterisierten und dem O_2 -charakterisierten Gebiet (OMELIANSKY 1907), und ich möchte sagen eine notwendige *Bedingung* für diese Zonation bilden. Denn bei Vergiftungen, z. B. bei Zusatz von Konservierungsmitteln, hört die O_2 -Zehrung ganz auf zu wirken¹; darum ist es klar, dass, wie schon erwähnt, die Mikroorganismen und nicht anorganischen Prozessen hierbei die Hauptwirkung haben. Es ist auch hier angebracht darauf hinzuweisen, dass trotz all dieser Zersetzungen H_2S als *Destruktionsprodukt* nicht oder wenigstens selten unter natürlichen Bedingungen früher zu konstatieren ist, als nach völligem O_2 -Schwund (in meinen Experimenten auch nicht mit dem so überaus empfindlichen CAROSCHEN Reagenz (OHLMÜLLER-SPITTA 1910). Darum müssen die Organismen, die H_2S oxydieren, ein nicht nur interessantes, sondern ein notwendiges und immer vorhandenes Glied bei den Zersetzungen in der Natur sein. Tatsächlich erhält sich käufliche H_2S , die spurweise O_2 -gesättigtem, destilliertem Wasser zugesetzt wird, auch bei Licht noch tagelang bis mehrere Wochen. Auch betr. H_3N habe ich gefunden, dass eine grössere Akkumulation nur unter anaeroben Bedingungen eine normale Erscheinung ist.

¹ Zu bemerken ist die Aufhellung, der der Schlamm unterliegt nach Zusatz von Konservierungsmitteln, welche wenigstens teilweise darauf beruht, dass *nun* O_2 hineindiffundieren und oxydieren kann.

Wir haben also gefunden, dass der Schlamm O_2 -arm sein muss 1) teils auf Grund des geringen Vermögens des übergeschichteten Wassers, atmosphärischen O_2 zu lösen, 2) auf Grund des besonders erschwerten O_2 -Transportes, der hier nur durch Diffusion erfolgen kann, und schliesslich 3), weil diese O_2 -Diffusion sich überhaupt nicht geltend machen kann, infolge der schnellen O_2 -Zehrung des Schlammes. Die Punkte 1) und 2) würden allein nicht ausreichen, den gänzlichen O_2 -Mangel des Schlammes zu erklären. Auch wenn der Ausgleich langsam vor sich ginge, so müsste er doch einmal zustande kommen, und der Schlamm würde schliesslich dieselbe O_2 -Konzentration bekommen wie das Wasser. Wir müssen deshalb schon von Anfang an das Dasein einer entgegenwirkenden Kraft annehmen, und deren Vorhandensein haben wir durch das eben besprochene Experiment bewiesen. Diese aktiv entgegenwirkende Kraft ist eben die in Punkt 3) beschriebene lebhaftere O_2 -Zehrung, die dem Schlamm eigen ist. Wir sind in dem eben beschriebenen Experiment auf diese Eigenschaft gestossen und werden sie immer wieder unter den verschiedensten Bedingungen antreffen. *Der Schlamm kann deshalb nicht das respiratorische Medium der Tubificiden sein.* Von Interesse ist, dass HESSELMANN (1910), der in versumpftem Boden einen vollständigen O_2 -Schwund gefunden hat, darauf das schlechte Wachstum der versumpften Wälder zurückführt.

Die O_2 -Verhältnisse des respiratorischen Mediums.

Wie schon vorher betont, sind die *Tubificiden* als Tiere zu betrachten, welche in zwei Medien leben. Wie wir gefunden haben, ist der Schlamm vollständig O_2 -frei, ausserdem hat er schon auf geringer Tiefe einen bedeutenden Gehalt an reduzierenden Substanzen. Er ist deshalb in respiratorischer Beziehung noch negativer, als es schon der O_2 -Mangel angibt. Mit Rücksicht darauf, dass die *Tubificiden* Detritusfresser sind, darf der Schlamm nur als nutritives Medium dieser Tiere betrachtet werden.

Das respiratorische Medium haben wir folglich in dem Wasser oberhalb des Schlammes zu suchen. Da der Schlamm O_2 -frei ist, muss die O_2 -Diffusion demnach immer hinunter gegen den Schlamm gerichtet sein. Daraus folgt, dass bei Vorhandensein von Schlamm die O_2 -Verhältnisse des stillstehenden Wassers oberhalb äusserst labil sein müssen. Diese Labilität verursacht, dass die O_2 -Konzentration in einem abgeschlossenen Volumen immer abnehmen muss. Diese Tatsache habe ich auch in meinen Experimenten immer bestätigt gefunden.

Ich werde über einige Fälle berichten. In jedem geschlossenen bis zum Rande mit Wasser gefüllten Gefäss, in welchem ausserdem noch eine geringe Menge Schlamm vorhanden ist, verschwindet in erstaunlich kurzer Zeit der vorhandene O_2 spurlos, wenn seine Konzentration im Anfang auch noch so hoch gewesen ist, und danach entsteht unter O_2 -Mangel H_2S , H_3N u. s. w. Darauf ist immer Rücksicht zu nehmen. Dass die Diffusion ihre Richtung vom freien Wasser hinunter zum Schlamm nimmt, beweist das Analysenresultat von folgendem Experiment.

Ein Zylinder, 45 cm. hoch, wurde mit einer etwa 6 cm. dicken Schlammschicht und darüber mit Wasserleitungswasser, dessen Konzentration $7,6 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ pr. l. betrug, bis zum Rand gefüllt, worauf das Gefäss luftdicht verchlossen wurde. Nach Verlauf von 2 Tagen analysierte ich das Experiment und fand, dass die O_2 -Probe, welche 6 cm. oberhalb der Schlammoberfläche entnommen war, eine Konzentration von $1 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ pr. l. zeigte, während eine andere O_2 -Probe, welche 13 cm.¹ unter der Wasseroberfläche entnommen war, $1,8 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ pr. l. erwies. Dieses Ergebnis des Experiments zeigt einerseits den bedeutenden O_2 -Schwund an und für sich; denn die O_2 -Konzentration war überhaupt sehr beträchtlich gesunken; andererseits zeigt sie, dass die O_2 -Menge in der Nähe des Schlammes geringer war; offenbar geht von hier der O_2 -Zehrungsprozess aus.

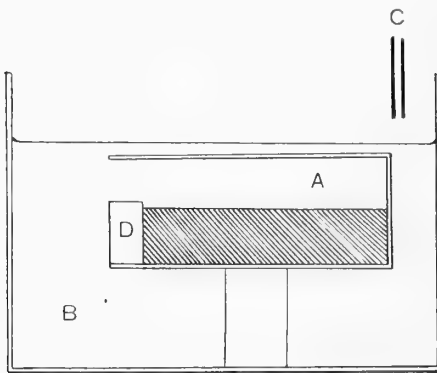


Fig. 3.

Figurereklärung im Text.

Auch wenn die Wasseroberfläche in direktem Kontakt mit der Atmosphäre steht, macht sich dasselbe Verhältnis geltend. In den entsprechenden Experimenten benutzte ich eine offene Kuvette (s. Fig. 3), welche mit der einen Kante in ein grösseres Aquarium gelegt wurde. Die Kuvette war bis zur Hälfte mit Schlamm gefüllt, den eine Korkplatte D an der Öffnung herauszufallen hinderte. In dem inneren Teil der Kuvette herrschte ein ausgesprochen asphyktischer Zustand, mit einer O_2 -Spannung, welche, nach der Reagierungsart der Versuchstiere zu schliessen, nicht $0,06$

$\text{cm}^3 \text{ O}_2$ pr. l. überschritt. Gleichzeitig waren aussen an der Öffnung, wo von der nahen Wasseroberfläche aus O_2 hineindiffundieren konnte, ganz erträgliche Verhältnisse, wenigstens eine Zeit lang.

Diese Experimente zeigen im Kleinen, was ökologische Untersuchungen an Ort und Stelle im Grossen demonstrieren. Die Untersuchungen von THIENEMANN (1920 a) erweisen, dass es besonders in eutrophen Seetypen im Tiefenwasser unter passenden Temperaturbedingungen, welche Strömungen in vertikaler Richtung ausschliessen, einen stark ausgeprägten O_2 -Mangel gibt und O_2 bisweilen ganz verschwinden kann.

Im Höftsee (19 m. tief) fand THIENEMANN (l. c.) (am 1. IX. 1916) in bezug auf den Sauerstoffgehalt folgende tabellarisch angeführten Werte:

| Tiefe in m. | O_2 -Gehalt in cm^3 . pr. l. |
|-------------|--|
| 10 | 6,10 |
| 12 | 2,59 |
| 15 | 0,00 |

¹ Gemessen bzgl. der Höhe nach der ersten Probenahme. Die Niveaudifferenz der beiden Proben war cirk. 15 cm. Jedoch können solche Analysen niemals die Unterschiede genau wiedergeben, weil das Wasser bei der Probenahme immer in etwa untermischt wird.

und im Kellersee (27,5 m. tief) ein anderes deutliches Beispiel (am 16. VIII. 1916.)

| Tiefe in m. | O ₂ -Gehalt in cm ³ . pr. l. |
|-------------|--|
| 5 | 7,41 |
| 10 | 3,99 |
| 15 | 2,62 |
| 18 | 0,10 |

Es ist demnach klar, dass wir ausser einem grösseren oder geringeren O₂-Mangel in der Nähe der Schlammoberfläche auch mit *einer Schichtung* des Wassers in respiratorischer Hinsicht zu rechnen haben, eine Tatsache, die von grösster Bedeutung ist bei der Beurteilung der respiratorischen Reaktionen der *Tubificiden*.

Diese und folgende Tatsachen in diesem Kapitel sind in der Tat die notwendige Konsequenz des Umstandes, dass, wie wir schon festgestellt haben, der Schlamm, ökologisch gesehen, immer in hohem Grade saprobisch ist, und zwar im allgemeinen polysaprob. Wir haben in dem O₂-Zehrungsphänomen Saprobisierungsprozesse zu sehen, die auch in vertikaler Richtung verlaufen. Damit stimmt überein, was THIENEMANN (1915, S. 30) festgestellt hat, nämlich dass »die eigentliche ursprüngliche Heimat der Saprobionten im allgemeinen der Grund unserer mässig tiefen Binnenseen ist».

Dabei kommen noch mit Rücksicht auf den O₂-Gehalt eigenartige Umstände hinzu. In den vorigen vom Höftsee und Kellersee hervorgehobenen Beispielen, haben wir es zu tun mit einem sehr O₂-armen Tiefenwasser und einer respiratorischen Schichtung im Grossen, also mit *einer respiratorischen »Makroschichtung»*. Bei dieser können wir unterscheidbare Differenzen in der O₂-Konzentration erst in grossen Abständen in vertikaler Richtung konstatieren. Nun ist jedoch diese »Makroschichtung» auch in den eutrophen Gewässern nur ein *extremer* Typ, der entweder nur in den tiefsten engen Löchern (cfr. JONSSON 1921, Tab. IV u. IV A, Tab. VI u. VI A) in den Gewässern oder ganz am Schlusse einer Stagnationsperiode vorhanden ist. In den gemässigten Tiefen und damit auch über den grössten Teil des Seebodens, wenn nicht eigentümliche topographische Verhältnisse vorhanden sind, und zwar während des grössten Teils des Jahres haben wir normalerweise sehr O₂-reiches Tiefenwasser in der nächsten Nähe des Schlammes, somit eine Schichtung im Kleinen, *eine respiratorische »Mikroschichtung»*, wobei wir die unterscheidbaren O₂-Konzentrationsdifferenzen in minimalen Tiefenabständen ganz in der Nähe des Schlammes vorfinden. Ich glaube, dass in den eutrophen Gewässern in dem Tiefenwasser über den Bodenarealen oberhalb des Metalimnions (Theorie s. RICHTER, 1891; horizontaler Verlauf cfr. BIRGE u. JUDAY, 1911 S. 37, 1912 S. 551, 1920 S. 213), Mikroschichtung vorhanden ist, während unterhalb desselben die Verhältnisse mehr oder weniger stark ausgeprägte respiratorische Makroschichtung zeigen. In den typisch oligotrophen Seen dagegen ist überall und immer eine sehr ausgeprägte Mikroschichtung vorhanden.

Mit diesen neuen Gesichtspunkten meine ich, dass wir den wahren Verhältnissen näher gekommen sind. So ist es ja von vornherein klar, dass die Topographie des Seebodens ein wichtiges Moment darstellt, aber wie ist diese Frage zu lösen? Kurz könnte

man darauf antworten, dass durch Interferenzen zwischen der periodischen Wanderung des Metalimnions und der Topographie eine riesenhafte Menge von Spezialfällen eintreffen können, auch wenn wir von anderen wichtigen variablen Werten absehen.

Mit Rücksicht auf die vorher beschriebenen zeitlichen Veränderungen des Wassertyps, die Successionen (S. 10), können wir diese entweder als einen Übergang von Makroschichtung in Mikroschichtung und vice versa ansehen, wobei wir das Hauptgewicht darauf legen, dass diese Veränderungen von dem Schlamm ausgehen; oder aber diese Veränderungen treffen das Wasser als ein ganzes genommen. Letzteres ist der bisher allgemein anerkannte Gesichtspunkt.

Diese O_2 -Zehrungsprozesse sind jedoch sehr kompliziert. Ich fand, dass das O_2 -Verschwinden in einem geschlossenen Wasservolumen stark von der Art des gleichzeitig vorhandenen Schlammes abhängig ist. Ist dieser mit viel organischen, verfaulenden Stoffen gemischt, so geht die O_2 -Zehrung sehr schnell vonstatten, während, wenn der Schlamm so zu sagen mager ist, die O_2 -Zehrung länger dauert, auch wenn die äusseren Umstände dieselben sind. Diese im Anfang so einfachen und natürlich erscheinenden Tatsachen enthalten eine ganze Reihe variabler Werte. Hätten wir nur Bezug genommen auf die O_2 -Diffusion vom Wasser in den Schlamm, so wäre die Sache unverständlich geworden. Der Schlamm absorbiert unter jeder Bedingung O_2 vollständig schon an der Oberfläche. Die O_2 -Diffusion kann demnach nicht nennenswert beschleunigt werden durch eine grössere oder kleinere Absorptionsfähigkeit des Schlammes. Ausserdem haben ja HOPPE-SEYLER (1894) und HÜFNER (1897) gezeigt, dass die O_2 -Diffusion sehr langsam ist, weshalb es eine Inkonsequenz wäre, bei einer Berechnung, die wesentlich auf die O_2 -Diffusion gegründet ist, von einer schnellen O_2 -Zehrung zu reden.

Wir haben früher gefunden, dass im Schlamm eine lebhaftete Produktion von reduzierenden Substanzen vor sich geht, hauptsächlich durch anaerobe Prozesse. Diese müssen in einem stark zersetzungs-fähigen Schlamm von wesentlich grösserem Wert sein, als in einem minder zersetzungs-fähigen. Wir müssen eine Diffusion vom Schlamm ins Wasser gerade von solchen oxydablen Stoffen annehmen, welche zur Zehrung des elementaren O_2 -s mit beitragen, und dieser variable Wert ist soweit verschiebbar, dass die hierauf beruhende Diffusion grösser oder kleiner wird, je nach der Qualität des Schlammes. Dass eine solche Diffusion stattfindet, ist nicht zu bestreiten. Wenn überhaupt vorhanden, so war H_2S in O_2 -freiem Wasser in allen Teilen des Gefässes zu finden, ebenso H_3N ; leider konnte ich H_2S und H_3N nur qualitativ prüfen, und auch das für H_3N nur in wenigen Fällen. Dass die Produktion von H_3N im allgemeinen an Erde und Schlamm gebunden ist, geht aus SPÄTS (1911) Untersuchung hervor.

Aber auch dadurch dass wir eine Diffusion von unten aus aufwärts konstatiert haben, sind noch nicht alle vorhandenen Fragen vollständig erschöpft worden. Wir müssen auch eine Aufwärtswanderung der O_2 -absorbierenden Organismen annehmen. Im allgemeinen sind diese gegen O_2 -Überfluss empfindlich, dadurch dass ihre Anwesenheit wesentlich bedingt ist durch O_2 -Mangel, da hierbei gerade die

Substanzen produziert werden, die durch die Einwirkung der Organismen oxydiert werden. Gerade bei dem O_2 -Mangel, der demnach wesentlich acceleriert wird, steigen die Organismen aufwärts. Ich habe oft Gelegenheit gehabt zu sehen, wie die Purpurbakterien meistens zur Hochproduktion kommen, gerade wenn die O_2 -Konzentration auf 0 heruntersinkt, und sich im ganzen Gefäss ausbreiten, wobei das Wasser eine stark rotviolette Färbung annimmt. In andern Fällen, wenn diese fehlen, wird das Wasser gelblich, und trübt sich gleichzeitig stark, nachdem es vorher klar gewesen ist; augenscheinlich liegt hier eine Hochproduktion von Mikroorganismen vor, die aufwärts gewandert sind. Diese aufwärts steigende Wanderung von O_2 -zehrenden Mikroorganismen ist von IEGUNOW und BEIJERNICK (OMELIANSKY l. c.) untersucht worden. Während die Purpurbakterien, nach diesen Untersuchungen, übereinstimmend mit dem, was ich gefunden habe, wandern, ohne differenzierte Farbstrukturen im Wasser zu bilden, haben die erwähnten Verfasser gefunden, wie gewisse farbstofflose Schwefelbakterien aufwärts wandern in Form einer Platte, die »*Bakterienplatte*« (IEGUNOW) oder das »*Bakterienniveau*« (BEIJERNICK). Ich brauche kaum erklären, in welchem hohem Grad das Untersuchungsergebnis der eben genannten Verfasser mit dem übereinstimmt, was ich über die Diffusionsverhältnisse zwischen Wasser und Schlamm annehme. Wenn sich oben im Wasser solche scharf differenzierte Zonen bilden können, so muss diese Zonation bezüglich der respiratorischen Bedingungen unter normalen Verhältnissen in der Grenzschicht zwischen Wasser und Schlamm weit schärfer ausgebildet sein¹.

Übrigens tritt die O_2 -Zehrung besonders akut auf, wenn bei dem Experiment Holzklötze angewandt werden müssen. Haben diese einige Zeit im Wasser gelegen, so setzt sich darin eine Pilzflora fest, die verursacht, dass das Holz mit einem schlüpfrigen Schleimmantel umgeben wird. In diesem Fall verschwindet O_2 sehr schnell, und das Wasser bekommt einen starken schlechten Geruch. Ich kann nicht angeben, welche Produkte sich bilden, ausser dass die CO_2 -Konzentration sehr viel schneller steigt als sonst. In diesem Zusammenhang will ich daran erinnern, dass HESSELMAN (1910) in Brunnen mit einem Stützgerüst aus Holz, welches ausserdem noch eine Bekleidung von Tannenzweigen hatte, einen absoluten O_2 -Schwund gefunden hat.

In einem Experiment (s. Tab. V. S. 79) wurde gerade eine Holzscheibe angewandt, um die Experimentkulturen in umgekehrter Lage in der Kuvette, die 600 cm^3 umfasste, zu halten. Das Experiment dauerte 26 Stunden, währenddessen sich die Konzentrationsverhältnisse entsprechend untenstehender Tabelle veränderten:

| | O_2 in cm^3 pr. l. | CO_2 in cm^3 pr. l. |
|--------------------------|------------------------|-------------------------|
| Im Anfang d. Exper. | 18,7 | 1,0 |
| Nach 26 Stunden | 0,08 | 17,1 |

Als Vergleich können die Zahlen von Tab. VI. (S. 83) dienen. In den Kuvetten, die Gefässe von gleicher Form und Grösse waren, befanden sich 4 Kulturen. Die

¹ In den Seen kommt noch dazu eine Acceleration der O_2 -Zehrung besonders in den untern Schichten inf. des massenhaften Sinkens von Planktonleichen.

erste Kuvette stand beinahe 125 Stunden, währendderen sich die unten stehenden Veränderungen vollzogen:

| | O ₂ in cm. ³ pr. l. | CO ₂ in cm. ³ pr. l. |
|-------------------------|---|--|
| Im Anfang d. Exper. ... | 9,0 | 1,0 |
| Nach 125 Stunden | 0,06 | 7,0 |

Trotzdem die Initial-O₂-Konzentration in letzterem Fall nur die Hälfte war, so war doch eine mehrfach solange Zeit nötig, um sie zu ungefähr demselben Schlusswert zu reduzieren. Der Unterschied in der Zunahme der CO₂-Konzentration war sehr bedeutend. Die Temperatur war in beiden Experimenten gleich (+ 15° C).

Dies Kapitel hat bewiesen, dass wir den Schlamm und das darüber stehende Wasser ökologisch nicht als zwei ganz voneinander getrennte unabhängige Medien betrachten dürfen. Allerdings spielt der Schlamm selbst keine Rolle als respiratorisches Medium, aber seine Bedeutung für die Gestaltung der respiratorischen Bedingungen ist deshalb nicht geringer.

III. Die allgemeinen Züge der Anpassungen der Tubificiden an ihr Milieu.

Aktive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna.

Es ist festgestellt, dass der Ackerboden in ökologischer Beziehung von wesentlich anderer Beschaffenheit ist, betreffs der respiratorischen Verhältnisse, als der Schlamm, da er durchsetzt ist von Porositäten, gefüllt mit ziemlich O₂-reicher Luft. Die Folge davon ist, dass wir bei Tieren aus diesem Milieu, deren respiratorischer Bedarf nicht allzugross ist, weder speziell differenzierte respiratorische Apparate, noch besonders auffällige respiratorische Anpassungen antreffen. Bei den *Lumbriciden* arbeitet wahrscheinlich die ganze Körperoberfläche bei der Respiration mit, die hier eine Hautatmung ist (KONOPACKI 1907, S. 366).

Anders wird die Sache bei der episapropelischen Fauna. Mag der Bedarf an elementarem O₂ in noch so geringem Maasse, aber jedenfalls vorhanden sein, so muss eine Anpassung in der einen oder andern Richtung stattgefunden haben. Rechnet man speziell mit unserem Untersuchungsobjekt, den *Tubificiden*, so müssen diese also hierin wesentliche ökologische Eigenschaften zeigen, welche bei ihren Verwandten, den Regenwürmern, nicht zu finden sind.

Ein Ausweg aus den Schwierigkeiten in respiratorischer Hinsicht hätte bei den *Tubificiden* darin bestanden, dass sie an eine *anaërobe* Lebensweise angepasst wären. Wir könnten, wenn diese Problemstellung berechtigt wäre, gerade unter den höheren

sapropelischen Organismen Fälle erwarten, wo die anaerobe Anpassung als normale Lebensbedingung vorläge. So liegt die Sache gerade bei einer andern Tiergruppe, den *intestinalen Parasiten*, welche auch in einem O_2 -freien Medium leben (BUNGE 1883). Bei genauerer Untersuchung des Problems in dieser Form, werden wir jedoch seine Kompliziertheit entdecken; denn *die Anaerobiose als normale Lebensbedingung* muss bei den hierher gehörigen Organismen verbunden sein mit der Fähigkeit, *unter anaeroben Bedingungen Nahrung aufzunehmen* und zu digerieren, d. h. zu assimilieren, was gerade bei den Darmparasiten der Fall ist. Dadurch, dass die Fähigkeit ein O_2 -freies Medium auszuhalten kombiniert ist mit der Fähigkeit zu assimilieren, ist gerade markiert, dass die *Anaerobiose andauernd* ist.

Indessen hören die *Tubificiden* (und auch *Lumbriculus*) unterhalb einer bestimmten O_2 -Grenze ($0,4 \text{ cm}^3 O_2$ pr. l.) nicht nur auf Nahrung aufzunehmen, sondern sie entleeren, trotz Einstellung der Nahrungsaufnahme, ausserdem den Darm seines vorher aufgenommenen Materials (s. S. 94). Dieser Umstand kann auf verschiedene Weise gedeutet werden. Ich meinerseits bin geneigt anzunehmen, dass hier eine exceptionell gesteigerte Darmatmung vorliegt (S. 102), also eine Darmatmungsdyspnoë. Für diese Annahme spricht unter anderem der Umstand, dass die Grenze der Nahrungsaufnahme auch bei andern Reaktionen der *Tubificiden* einen Übergang von Eupnoë in typische Dyspnoë bedeutet (s. S. 134).

Man könnte sich auch denken, dass der Apparat, durch den die Tiere Nahrung aufnehmen, irgendwie durch O_2 -Mangel erlahmen könnte. Das kann jedoch kaum der Fall sein; denn die Tiere sind sonst auch bei totalem O_2 -Mangel wenigstens anfänglich ziemlich beweglich. Und bei Einwirkung von andern Agenzien z. B. CO_2 , welche unwillkürlich Lähmungserscheinungen bei den Tieren verursachen, wird der genannte Apparat keineswegs in erster Linie angegriffen.

Aber die Sache hat noch eine andre Seite. Wir können davon ausgehen, dass der Detritustransport und das Digerieren der aufgenommenen Schlammmassen mit einem beträchtlichen Energieaufwand verbunden sein müssen. Wir haben nämlich damit zu rechnen, dass das Tier das aufgenommene Material wirklich digeriert, und dass in diesem Fall nicht gilt, was man angenommen hat in bezug auf die *Lumbriciden*, die, nach DARWIN¹, sich förmlich durchfressen müssen, wenn sie in fester Erde fortkommen wollen. Die *Tubificiden* bewegen sich nämlich ungehindert im Schlamm, auch dann, wenn sie keinen Schlamm fressen und folglich auch keinen Detritus absetzen, mag dies nun zurückzuführen sein auf O_2 -Mangel oder auf andere Ursachen. Es ist infolgedessen klar, dass der Schlamm ziemlich nahrungarm sein muss, nach dem grossen Materialtransport der Tiere zu urteilen. Dazu kann man starken Zweifel hegen, wie weit der Schlamm ein in höherem Grade passendes Substrat bilden kann für eine anaerobe Stoffumsetzung, auf Grund seines Entstehens und der energischen Zersetzungsprozesse, welche mit Hilfe von anaeroben Mikroorganismen darin vor sich gehen. Für höhere Formen, welche hier erst in

¹ Formation of vegetable mould through the action of the worms. London 1881, citiert von BIEDERMANN (1911, S. 556).

zweiter Linie in Betracht kommen, würde deshalb eine anaerobe Stoffumsetzung des Substrates möglicherweise einen Energieverlust und nicht einen Energiegewinn bedeuten.

Bei Untersuchungen an *Chironomiden*-Larven aus demselben Bereich wie die *Tubificiden*, habe ich gefunden, dass auch diese bei niedrigem O₂-Gehalt aufhören Nahrung aufzunehmen, wenn sie auch zum Unterschied von den letzteren unter diesen Umständen nicht ihren Darm entleeren. Es existiert also auch hier keine andauernde Anaerobiose.

Wir sind jedenfalls in der Untersuchung dahin gekommen als sicher anzunehmen, dass der Schlamm als respiratorisches Substrat nicht in Frage kommen kann, weder für die *Tubificiden* noch für die *Chironomiden*-Larven. Sowohl direkt aerobe Atmung wie eine mit Nahrungsaufnahme kombinierte Anaerobiose sind ausgeschlossen. Notwendigerweise muss das Wasser über der Schlammoberfläche als respiratorisches Medium dienen, und auf dieses müssen die *Tubificiden* ihre respiratorischen Anpassungen richten. Wir haben bereits gezeigt, dass die Wasserschichten in respiratorischer Beziehung in enger Abhängigkeit vom Schlamm stehen; infolgedessen gibt der intime Zusammenhang zwischen diesen beiden Medien, dem nutritiven und dem respiratorischen, der aktiven respiratorischen Anpassung ihren Stempel. Was die weiteren Einzelheiten in den respiratorischen Mechanismen der *Tubificiden* betrifft, so bilden sie das Hauptproblem der weiteren Abhandlung.

Ähnlichen Anpassungen begegnen wir als allgemeiner Regel bei den höheren Konstituenten sowohl in der limnischen als der marinen episapropelischen Fauna. Die hierhergehörigen Formen leben in der Oberschicht des Schlammes, orientiert zwischen dem Schlamm, welcher meistens als nutritives Substrat dient, jedoch manchmal nur die Bedeutung einer Unterlage hat, und der Wasserschicht darüber, welche oft nur eine Rolle bei der Respiration spielt. Ich will in diesem Zusammenhang auf keine näheren Beschreibungen eingehen, sondern nur auf einige diesbezügliche oder analoge Fälle hinweisen (LANKESTER 1872—73, EISIG 1887, BOUNHIOL 1902, WALLENGREN 1905, 1914; BOHN 1904, 1906, BABÁK 1907 a, BAUNACKE 1912, 1913, PAUSE 1919). Zu betonen ist, dass zu diesem Faunagebiet auch eine sehr artreiche Grundfischfauna gehört, welche ebenfalls in bezug auf Physiologie und Anatomie der respiratorischen Mechanismen bestimmte Unterschiede zeigt im Vergleich mit den erranten pelagischen Fischformen. (POLUTA 1865, JOLYET und REGNARD 1877, NOÈ 1893, BABÁK 1907 b, POLIMANTI 1911).

Sogar in der Pflanzenwelt findet man auf diesem Gebiet sehr ausgeprägte Anpassungen. Die Mangroven bilden ja hierin das bekannte Beispiel, und bei genauerem Vergleich findet man sogar konvergente Übereinstimmungen mit der episapropelischen Fauna. Ich möchte annehmen, dass besonders interessante Verhältnisse ähnlicher Art beim Keimen vom Samen der Sumpfpflanzen vorhanden sind; hierbei hat man jedoch sein Interesse einseitig auf die Chorologie gerichtet (wie z. B. OHLENDORF 1907).

Bis jetzt haben wir weder unter Tieren noch Pflanzen des episapropelischen

Milieus höhere Formen gefunden, bei welchen als normale Lebensbedingung konstatiert wäre, dass sie unter anaëroben Bedingungen zu assimilieren (oder wenigstens Nahrung aufzunehmen) vermögen und sich auf diese Weise ihrem Milieu angepasst haben wie die Darmparasiten sich dem ihren. Es ist möglich, dass gewisse *Cyclops* hierbei eine Ausnahme bilden; denn diese trifft man oft unter Umständen, und zwar, wie ich gefunden habe, nur da massenhaft wo diese Tiere zweifellos niemals in Berührung mit wenigstens grösseren Mengen von freiem O_2 kommen (Huss 1913). Im übrigen will ich bei diesen dubiösen Formen hinweisen auf die *Corethra*-Larve, deren grosse Resistenz gegenüber O_2 -Mangel von FRANKENBERG (1915) experimentell untersucht worden ist, wenn auch mit ungenügender Methodik. Diese Larve findet man unter natürlichen Bedingungen nur wenn O_2 sehr gering oder gar nicht vorhanden ist, und nur in letzterem Falle massenhaft (THIENEMANN 1920 a, S. 56). Wie ich auch selbst bei Untersuchungen an Ort und Stelle (Plön) gefunden habe, ist diese Anpassung der *Corethra*-Larve an schlechte respiratorische Bedingungen viel schärfer ausgeprägt als bei den *Tubificiden*; denn da, wo die *Corethra*-Larven am massenhaftesten vorhanden sind, sind die *Tubificiden* im allgemeinen nur vereinzelt oder gar nicht zu finden. Das Fehlen der *Corethra*-Larve da, wo O_2 in grösserer Menge vorhanden ist, beruht vielleicht darauf, dass sie hier der Vorfolgung von verschiedenen Fischen ausgesetzt ist, eine Erklärung die auch JUDAY (1908)¹ angibt. Wie ich nämlich von Aquarienbesitzern gehört habe, ist diese Larve eine von den Fischen im allgemeinen besonders begehrte Beute. Infolge dieser Eigentümlichkeit im Vorkommen bin ich überzeugt, dass die *Corethra*-Larve wirklich zu digerieren und assimilieren vermag auch bei völligem Fehlen von O_2 , besonders weil ihr Beutetier die vorher erwähnte *Cyclops* ist. Ferner habe ich in Seen *Corethra*-Larven gefischt, deren Darm mit Nährflüssigkeit gefüllt war, dabei war O_2 in ganz winzigen Quantitäten vorhanden; denn das Wasser war ganz violett gefärbt von Purpurbakterien.

Alle diese Erscheinungen will ich als »*active respiratorische Anpassungen*« beschreiben. Dieser Ausdruck ist ausschliesslich von ökologischer Bedeutung, und ich habe bei seiner Anwendung keineswegs betreffs der Physiologie der Respiration in Betracht gezogen ob diese äussere oder innere Respiration sei. Mit irgendwelchen Kongruenzen hierbei haben wir nicht zu rechnen. Mit einer aktiven respiratorischen Anpassung meine ich eine solche, *die es dem Organismus ermöglicht, die lokalen respiratorischen Bedingungen direkt auszunutzen und sie zum Gebrauch geeignet zu machen*. Das kann realisiert werden durch eine *andauernde Anaërobiose*, geprägt durch die Assimilationsfähigkeit bei fehlendem O_2 , oder auch dadurch, dass der Organismus sich von anderer Seite *Zugang von elementarem O_2* verschafft. Einen Übergang zwischen diesen beiden aktiven Anpassungen gibt es nicht, vielleicht mit Ausnahme von gewissen *Cyclops* und der *Corethra*-Larve.

¹ Nach ihm wandert das Tier nachts in höhere Wasserlagen u. die Schwimmblasen dienen als respiratorische Luftspeicher. Nach KROGH (1911) dagegen sind die Blasen ein »hydrostatic mechanism«; laut BARDENFLETH u. EGE (1915) ist die Seevarietät der *Corethra*-Larve eine wahre Bodenform.

Passive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna.

Ein Milieu von der eben beschriebenen labilen Beschaffenheit bietet augenscheinlich oft inframinimale respiratorische Bedingungen, und wir haben besondere Gründe, mit eigentümlichen Anpassungen ihnen gegenüber zu rechnen. Wir haben es zu tun mit einer sehr grossen Resistenz gegenüber O_2 -Mangel, welche der episapropelischen Fauna eigen ist, eine bekannte Tatsache seit den Untersuchungen von BUNGE (1888, 1890). Durch diese Anpassungen, welche im Gegensatz zu den eben beschriebenen als *passive respiratorische Anpassungen* bezeichnet werden müssen, *fügt sich das Tier elastisch in diejenigen Forderungen des Mediums, gegen die es sich durch den aktiven Mechanismus nicht wehren kann*. Diese Anpassungen, was die Respiration betrifft, sind nicht für ein Ausdauern auf unbegrenzte Zeit bestimmt, sondern sind als eine letzte Hilfe zu bezeichnen, durch welche die Tiere kürzer oder länger, zufällig oder periodisch eintretenden ungünstigen Einflüssen Widerstand leisten können. Als solche müssen eintretende inframinale O_2 -Zustände bezeichnet werden, welche gerade deshalb inframinal genannt werden müssen, weil sie der Kapazität des aktiven respiratorischen Mechanismus nicht genügen. Hier muss der passive Mechanismus dazwischen treten. Dabei handelt es sich nicht darum, das Medium irgendwie auszunützen, sondern hier gilt es, die Eigenschaften desselben auszuhalten.

Ich werde also in diesem Kapitel den *Widerstand der Tiere gegen Asphyxie* behandeln, eine Eigenschaft, welche ich als eine solche passive respiratorische Anpassung bezeichne, eine *Notanaërobiose*, im Gegensatz zu der andauernden Anaërobiose, welche als eine aktive zu bezeichnen ist. Dagegen werde ich unter dieser Rubrik nicht die Reaktionen der Tiere auf Fehlen oder Vorhandensein von CO_2 behandeln, weil diese Gasart, nach dem, was ich weiterhin beweisen werde (S. 137 ff.), in keinem so direkten Verhältnis zu dem Respirationmechanismus steht wie O_2 . Wenn auch CO_2 bei der Respiration produziert wird, so will ich für meinen Teil wenigstens Anpassungen an Fluktuationen im CO_2 -Gehalt nicht als respiratorische bezeichnen. Sie werden darum erst weiter unten behandelt werden, im Zusammenhang mit den passiven Anpassungen an autochtone und allochtone Gifte im Medium.

Was die *Tubificiden* anbetrifft, so ist ihre Fähigkeit O_2 -Mangel auszuhalten ganz erstaunlich, wie aus dem Experiment, das ich jetzt beschreiben will, hervorgeht. Dieses war in zwei parallelen Serien angeordnet. Jede Serie bestand aus einem sogenannten »Grossexperiment«, wobei eine grosse Anzahl Tiere (circ. 200) in ein Gefäss von 600 cm^3 gebracht wurde, und 3 »Kleinexperimenten«; hierbei kamen in eine Präparatröhre, welche 40 cm^3 umfasste, nur 3 Tiere. Gefäss und Röhren wurden sorgfältig geschlossen, und in ein und dasselbe Aquarium gegeben, wo sie vollständig ins Wasser eingetaucht wurden, teils um Wasserabdunstung zu verhindern, was zur Folge gehabt hätte, dass Luftblasen eingezogen worden wären, teils um starken Temperaturwechsel zu verhindern. Die Temperatur schwankte zwischen

+ 15— + 16° C. In beiden Serien waren die Tiere, nur *Tubifex*-Individuen, ohne Schlamm; übrigens verweise ich auf die hierhergehörige tabellarische Behandlung (Tab I). Dasselbe Resultat muss auch für *Limnodrilus* gelten, nach einer Reihe von übereinstimmenden Beobachtungen an dieser Gattung.

TABELLE I.

| Beobachtungen: | Serie mit gutem Wasser: | Serie mit schlechtem Wasser ¹ : |
|--|---|---|
| Analyse am Anfang der Serie am 26. IX. 1919, 1 ^b nachm. | $\left\{ \begin{array}{l} \text{O}_2: \text{cm.}^3 \text{ pr. l.} \\ \text{CO}_2: \text{cm.}^3 \text{ pr. l.} \\ \text{H}_2\text{S:} \end{array} \right. \begin{array}{l} 21. \\ 1. \\ \text{Nicht vorhanden.} \end{array}$ | $\left\{ \begin{array}{l} 0. \\ 14,6. \\ \text{Starker Geruch.} \end{array} \right.$ |
| Am selben Tag 4 ^b nachm. | Tiere ganz vital und lebhaft rot gefärbt wie gewöhnlich. | Tiere graugelbblaus geworden aber ganz vital. |
| Am 27. IX. | Tiere wie vorher. | Tiere wie vorher. |
| Am 4. X. | Tiere wie vorher. | Erst jetzt deutliche Zeichen von Degeneration und verschiedene eingegangen im »Grossexperiment« wie auch in den »Kleinexperimenten«. Die intakten Individuen gut beweglich. |
| Am 6. X. | Tiere wie vorher. | Die meisten Tiere noch am Leben und beweglich. |
| Am 9. X. | In einer Präparatröhre die Tiere gestorben, die übrigen wie vorher. | Im »Grossexperiment« die meisten Tiere gestorben, ebenso in einer Präparatröhre. |
| Am 14. X. | Tiere wie vorher. | Im »Grossexperiment« noch ein Teil der Tiere am Leben. Die Tiere in einer zweiten Präparatröhre gestorben. |
| Am 18. X. | Tiere wie vorher. | Im »Grossexperiment« nur 2 Individuen am Leben. |
| Am 21. X. | Tiere wie vorher. | Im »Grossexperiment« nur 1 Individuum am Leben. In den zugehörigen »Kleinexperimenten« alle Tiere tot. |
| Analyse am Schluss der Serie am selben Tag, 10 ^b nachm. | $\left\{ \begin{array}{l} \text{O}_2: \text{cm.}^3 \text{ pr. l.} \\ \text{CO}_2: \text{cm.}^3 \text{ pr. l.} \\ \text{H}_2\text{S:} \end{array} \right. \begin{array}{l} 2,5^2. \\ 12,7. \\ \text{Kein Geruch.} \end{array}$ | $\left\{ \begin{array}{l} 0. \\ 19,5. \\ \text{Intensiver Geruch.} \end{array} \right.$ |

¹ Dadurch entstanden, dass ausgekochtes Wasserleitungswasser in Berührung mit Schlamm gebracht wurde.

² Ich betone, dass diese Analysenziffern nur qualitativen Wert haben. Jede quantitative Berechnung ist ausgeschlossen wegen der bakteriellen Prozesse, welche natürlich stattfinden, sowohl in dem O₂-reichen Wasser, wie noch mehr unter anaëroben Bedingungen.

Wenn auch die verschiedenen Individuen in dem O₂-freien Wasser sich in hohem Grade voneinander unterschieden in bezug auf die Resistenz Asphyxie gegenüber, so ist doch jedenfalls ihre Fähigkeit, ohne O₂ zu existieren, überhaupt sehr gross. Ein Individuum vermochte vom 26. IX. — 21. X., beinahe einen ganzen Monat, (also mehr als 600 Stunden) ohne irgendwelchen chemisch freien O₂ zu existieren, und jedenfalls hielten die Tiere mit Leichtigkeit Asphyxie während einer ganzen Woche¹ aus.

Dieses Vermögen gegen O₂-Mangel zu resistieren ist eine Tatsache von allergrösster ökologischer Bedeutung. THIENEMANN (1920 a) fand nach dem, was kürzlich (S. 20, 21) berichtet wurde, dass sowohl der Kellersee wie der Höftsee, welche beide bei der Beobachtung Tiefenwasser hatten, in dem O₂ beinahe oder vollständig fehlte, doch eine Bodenfauna haben, deren wichtigste Bestandteile rote *Chironomiden*-Larven von der *Plumosus*-Gruppe, *Oligochaeten*, *Corethra*-Larven und *Pisidien* waren. Ein solcher gänzlicher O₂-Schwund muss zeitweise jede reichentwickelte *Tubificiden*-Fauna bedrohen; wir haben ja gefunden, dass dieselbe zwischen Nahrungsreichtum und O₂-Mangel einerseits und Nahrungsarmut und O₂-Reichtum andererseits zu balancieren hat.

Auch WAGNER (1906, S. 303) hat Beobachtungen über die Resistenz der *Tubificiden* gegenüber O₂-Mangel gemacht, ist aber zu einem Resultat gekommen, das sich aus gewissen Gründen von dem unterscheidet, was ich soeben beschrieben haben. WAGNER sagt: »Unterlässt man die Zufuhr frischen Wassers überhaupt, so ist die Existenz der betreffenden Würmer sehr rasch, oft schon nach Tagesfrist, gefährdet«, und er beschreibt weiter, wie sie sich »in ausgestrecktem Zustand langsam im Gefäss umherbewegen, ohne noch auf äussere Störungen in gewohnter Frische zu reagieren; die ursprüngliche hohe Empfindlichkeit für Reize jeglicher Art nimmt zusehends weiter ab, die Bewegungen werden immer träger, und bald zeigen sich die ersten Spuren des beginnenden Absterbens darin, dass infolge Stockung der Bluteirkulation am Schwanzende zunächst dieses mehr und mehr verblasst, um schliesslich zu zerfallen«². Allerdings hat WAGNER hiermit nicht direkt O₂-Mangel als Ursache angegeben, aber dass er einen solchen angenommen hat, kann man aus dem oben citierten leicht verstehen.

Wie leicht zu ersehen ist, müssen diese zuletzt referierten Verhältnisse in wesentlichen Punkten in bestimmtem Gegensatz stehen zu dem, was ich in der Beschreibung über das vorhergehende Experiment gesagt habe. Die Ursache dieser Divergenz ist jedoch experimentell festzustellen. WAGNER hat ganz einfach viel zu kleine Gefässe zur Aufbewahrung seiner Tiere angewandt. Unter solchen Bedingungen habe ich nämlich genau dasselbe Degenerationsphänomen festgestellt. Ist das Gefäss dagegen gross genug, tritt die von WAGNER beschriebene Selbstamputa-

¹ Aus einer Reihe von Gründen (s. S. 31) glaube ich, dass ihre Fähigkeit Asphyxie auszuhalten noch grösser ist, aber es kommen noch andre Umstände dazu, vor allem, dass die Experimentgefässe in der Tat zu klein waren.

² Beachte den Widerspruch in WAGNER's Angaben, wenn er auch sagt, dass *Tubifex* nicht geeignet ist in frischem Wasser zu leben (s. S. 9. dieser Abh.).

tion oder distal ausgehende Degeneration nicht ein, sondern das Tier degeneriert in O₂-freiem Wasser auf eine ganz andere Weise seiner ganzen Länge nach auf einmal und dies erst nach langer Zeit. Hierbei ist es unmöglich, einen Unterschied zwischen Vorder- und Hinterkörper in bezug auf das Eintreten der Degeneration festzustellen. Ist dagegen das Gefäss nicht zu eng und das Wasser O₂-reich, so tritt bei Mangel an Ernährung *Inanition* ein und die Tiere verlieren an Grösse, wenn auch gar nicht in so auffallender Weise, wie man es in bezug auf Metazoen bei den *Turbellarien* beobachtet hat.

Die Ursache der amputierenden distalen Degeneration ist nur die, dass sich im Wasser eine Reihe Absonderungsprodukte sammeln, welche dann die Tiere vergiften. Dass man diese Erscheinung nicht verwechseln darf mit Erstickungsprozessen, haben für andre Fälle STEINMANN und SURBECK (1918 S. 373) und auch PÜTTER (1905) betont. Ich bin geneigt anzunehmen, dass nicht einmal meine vorhin berichteten Experimente, in denen ich die Resistenz der Tiere gegenüber O₂-Mangel untersuchte, in dieser Beziehung ganz absolut sind. Die Tiere hätten wahrscheinlich noch länger gelebt, wenn der Rauminhalt der Experimentgefässe grösser gewesen wäre. Dafür spricht der Umstand, dass THIENEMANN in den vorhererwähnten und auch in anderen Seen in einem O₂-freien Tiefenwasser *Oligochaeten*, *Chironomiden*-Larven u. s. w. fand. Dieser respiratorische Zustand dauert vielleicht mehrere Monate unter den Stagnationsperioden, um erst im Herbst und Frühling unterbrochen zu werden durch die vertikale Wasserzirkulation, welche im Zusammenhang mit den Temperaturveränderungen eintritt.

Auch tritt der amputierende Degenerationsprozess ein, wenn die Tiere ohne Schlamm in Flüssigkeiten gebracht werden, welche nicht unmittelbar tödend wirken, wie z. B. schwache Alkohollösung, ziemlich starke Lösungen von Metylenblau oder Neutralrot u. s. w. Was die Blutstockung betrifft, so ist diese eine ganz andre Erscheinung, welche kaum in direktem Zusammenhang mit der Degeneration steht; jedenfalls habe ich das nicht finden können. Offenbar hat WAGNER seine Behauptung auf eine oberflächliche Beobachtung gestützt, die jedoch ihren objektiven Grund hat (S. 82).

Auch *Lumbriculus* ist äusserst widerstandsfähig gegen O₂-Mangel. In diesem Fall ist BUNGE (1888) zu einem ganz falschen Resultat gekommen, wenn er auf Grund seines Experimentes behauptet, dass dieses Tier nicht länger als 24 Std. in einem O₂-armen Medium aushalten kann. Dagegen habe ich gefunden, dass *Lumbriculus* mit grösster Leichtigkeit bis zu 10 Tagen in völligem O₂-Mangel aushält, scheint also in dieser Beziehung noch widerstandsfähiger zu sein als *Tubifex*. Die Ursache für das abweichende Resultat BUNGE's liegt darin, dass er als Sperrflüssigkeit gewöhnliches, nicht besonders gereinigtes *Quecksilber* anwandte; wenigstens hat er nicht notiert, dass es gereinigt war, was er im letzten Fall ganz sicher getan hätte. Dass solches Laboratoriumsquecksilber, welches meistens stark verunreinigt oder doch sehr verdächtig ist, eine ebenso starke »oligodynamische« Wirkung auf *Lumbriculus* und auch auf *Tubifex* ausübt, wie Kupferfeilspäne auf das letztere Tier (LOCKE 1895; RINGER

1894, 1895, 1898), habe ich auch festgestellt. Ich konstatierte durch viele parallel angeordnete Experimente, dass Tiere (in jedem Partialexperiment 3 Exemplare, in 50 cm.³ gewöhnlichem O₂-reichen, ziemlich CO₂-armen Wasserleitungswasser in flachen Petrischalen) viele Wochen unbeschädigt lebten, aber wenn auch nur 0,04—0,05 cm.³ Hg (gewöhnliches, filtriertes Laboratoriumsquecksilber) zugesetzt wurde, starben die Tiere schon nach 48 Stunden. Genau gereinigtes Quecksilber (*Hydrarg. viv. bidest. pro analyse* MERCK, Darmstadt) übte dagegen keine Wirkung aus. Zu bemerken ist, dass auch das zugesetzte Wasser rein sein muss (nicht mit anaëroben Stoffwechselprodukten gemengt oder infolge freier CO₂ zu stark sauer reagierend); denn natürlich muss ein auch sehr reines Quecksilber davon angegriffen und in genügenden, wenn auch nur geringen Quantitäten gelöst werden. Darum sind auch die übrigen Experimente, die von BUNGE gemacht wurden, nicht zuverlässig. Ich habe auch einige kleinere Experimente gemacht, welche jedoch bekräftigen, was BUNGE in bezug auf die grosse Resistenz der *Hirudineen* gegenüber O₂-Mangel gefunden hat. Dabei kamen zur Anwendung *Glossosiphonia complanata* L., *Helobdella stagnalis* L., *Herpobdella atomaria* CARENA und *Hæmopsis sanguisuga* L. Alle diese Arten halten einen vollkommenen O₂-Mangel mit Leichtigkeit 4—5 Tage aus, sterben aber dann ab, wahrscheinlich infolge der vergiftenden Wirkung des Mediums, welches in diesen Experimenten aus faulendem Schlamm und Wasser bestand. Ich habe auch einige *Pisidium*-Arten untersucht und dabei gefunden, dass mehrere Formen, die ich jedoch nicht der Art nach bestimmt habe, O₂-Mangel während 3 Tagen auszuhalten vermochten. Doch ist anzunehmen, dass auch in diesem Falle gleichzeitig eine Überbelastung des Mediums mit giftigen Exkretionsprodukten sich auf eine Weise geltend machte, wie sie in der Natur nie eintritt.

Zu den charakteristischen Tieren für die typische Form des sapropelischen Milieus gehören ausser den *Tubificiden* auch die *Chironomiden*-Larven, welche in mehreren Beziehungen von PAUSE (1919) untersucht worden sind. Er hat gefunden, dass bei den jüngsten Larvenstadien, welche durch Fehlen vom Haemoglobin ausgezeichnet sind, die Widerstandsfähigkeit gegen O₂-Mangel sehr gering ist. Aber allmählich im Zusammenhang mit dem grösseren Haemoglobingehalt, steigert sich die Resistenz, und schliesslich können sie O₂-Mangel aushalten bis zu 54 Stunden. (PAUSE l. c., S. 445). Die vollentwickelten *Chironomiden*-Larven haben demnach eine ziemlich grosse Fähigkeit, O₂-Mangel auszuhalten, werden aber hierin noch weit von den *Tubificiden* übertroffen. Hier muss bemerkt werden, dass THIENEMANN, wie schon gesagt, diese beiden Typen zusammengefunden hat in Milieuen, welchen scheinbar längere Zeit, wenigstens monatelang vollständig O₂ fehlt. Es sind deshalb besondere Gründe vorhanden anzunehmen, dass die Zahlen PAUSE's zu niedrig sind. Ich habe auch einige Experimente mit diesen Formen gemacht und gefunden, dass Formen, die auf die *Chironomus*- und *Tanytarsus*-Gruppen (THIENEMANN 1908) zurückzuführen waren, oft, wie ausgewachsene Larven, mit Leichtigkeit völligen O₂-Mangel 70—80 Stunden hindurch aushielten. Dagegen sind die farblosen *Tanypus*-Larven in hohem Grade empfindlich und vertragen nur 12 Stunden O₂-Mangel, ein

Resultat, welches im grossen und ganzen mit dem, was PAUSE gefunden hat, übereinstimmt. Ich möchte annehmen, dass der Widerstand der *Chironomiden*-Larven noch höher ist, da sich auch in diesem Experiment eine Akkumulation von anaëroben Zersetzungsprodukten geltend machten. Jedoch ist es mit Rücksicht auf diese Experimente klar, dass die *Chironomiden*-Larven überhaupt bedeutend weniger widerstandsfähig sind gegen anaërober Verhältnisse als die *Tubificiden*, was auch mit meinen Resultaten bei Untersuchungen an Ort und Stelle übereinstimmt; denn ich habe gefunden, dass, wenn auch nicht sehr scharf ausgeprägt, in den Tiefen der Seen die *Tubificiden* in einer grossen Individuenmenge noch in niedrigen Niveaus auftreten, wo grössere Mengen von *Chironomiden*-Larven (von *Plumosus*-Typus, der am meisten widerstandsfähig ist), nicht mehr zu finden sind.

Auch die Grundfischfauna zeigt extreme passive Anpassungen, wie aus den Untersuchungen von POLUTA (1865), NOË (1893) und POLIMANTI (1911) hervorgeht. »Plus une espèce est sédentaire plus elle résiste à l'asphyxie dans l'air. Moins elle est sédentaire, moins elle offre de résistance à cette asphyxie» (NOË).

Dass die Pflanzen auf diesem Gebiet denselben Gesetzen unterworfen sind, ist klar. In dieser Hinsicht sind KÜHNE's Untersuchungen (1897, 1898) über die »vitale Bewegung« des Protoplasmas von Interesse. Während bei O₂-Mangel die Protoplasmaabewegung in den Haarzellen der Antheren von *Tradescantia* ziemlich schnell aufhörte, fand er, dass in den Internodialzellen der *Characeen*, die in sehr O₂-armem Wasser zu finden sind, trotz völligen O₂-Mangels die Protoplasmaabewegung 18 Tage anhalten konnte.

Als ein scharfer Gegensatz zu diesem grossen Widerstand bei der episapropelischen Fauna und Flora steht die in manchen Fällen ganz unerhört ausgeprägte Sensibilität bei Organismen aus andern Gebieten. So zum Beispiel sterben luftatmende Insekten fast sofort, wenn O₂ verschwindet (SCHWARTZ 1908). Pelagische Fischformen sind ebenfalls äusserst empfindlich (POLUTA l. c.). Betreffs der Pflanzen cfr. das schon oben angeführte.

Auch die *Lumbriciden* sind, wenn auch keineswegs so empfindlich wie die vorhin erwähnten Typen, so doch im Gegensatz zu ihren Verwandten, den *Tubificiden*, bedeutend weniger widerstandsfähig gegenüber O₂-Mangel (KONOPACKI 1907), ein Unterschied, welcher ohne Zweifel ökologisch erklärt werden kann.

Das ökologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen.

Über das Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und passiven respiratorischen Anpassungen ist nicht viel bekannt. Was es darüber an Litteratur gibt, scheint oft reiner Irrtum zu sein, auf Grund falscher Theorien und allzu mangelhafter Analyse. Es ist fortwährend zu konstatieren, dass man unterlassen hat zu unterscheiden zwischen der Form von aktiver respiratorischer Anpassung, welche dadurch gekennzeichnet wird, dass der aërobe respiratorische Mechanismus trotz sehr niedriger O₂-

Konzentration zu funktionieren vermag, und der passiven respiratorischen Anpassung oder Notanaerobiose bei inframinimalen O_2 -Verhältnissen. Findet man, dass Organismen unter gewissen extremen natürlichen oder experimentellen Bedingungen zu leben *vermögen*, so ist man gleich geneigt anzunehmen, dass sie unter diesen Verhältnissen auch *konstant* leben können. Man hat nie festgestellt, wie weit nicht der Organismus nur für eine kürzere oder längere Zeit den konstatierten Bedingungen gegenüber Widerstand leistet; überhaupt spielt die Zeit hierbei die grösste Rolle, eine Sache, welche Gefahr läuft versäumt zu werden, nicht nur bei laboratoriumstechnischen Experimenten, welche stets einen akuten Charakter erhalten, sondern auch bei Studien an Ort und Stelle draussen in der Natur, da die Resistenz gegenüber periodisch eintretenden, langwierigen, inframinimalen O_2 -Verhältnissen, wie wir bei den *Tubificiden* zu konstatieren Gelegenheit hatten, ausserordentlich ausgeprägt sein kann.

Was mehr als alles andre dazu führt unwillkürlich einen Zusammenhang zwischen den beiden Anpassungsmechanismen zu suchen, das ist vor allem das ausgeprägte Parallelitätsverhältnis zwischen ihnen: ein Tier, das die Fähigkeit hat, eine niedrige O_2 -Konzentration aktiv auszunützen, zeigt auch immer eine stark ausgeprägte Notanaerobiose, während Tieren, welche aktiv nur eine höhere O_2 -Spannung ausnützen können, diese Widerstandsfähigkeit fehlt. Und gerade weil diese Parallelität so schlagend, dabei beinahe selbstverständlich ist, erscheint es um so eigentümlicher, dass es keine verständliche Theorie darüber gibt. Das mag darauf beruhen, dass man das Problem ausschliesslich von physiologisch laboratoriumstechnischen Gesichtspunkten aus angegriffen und sich nur im Notfalle an die ökologischen Verhältnisse gehalten hat, wie diese an Ort und Stelle realisiert sind.

Nun kann die Parallelität gerade ökologisch erklärt werden, und das, wenn man diesen Weg einschlägt, mit grösster Leichtigkeit; die physiologische Seite der Sache soll später behandelt werden. In einem Medium mit niedriger O_2 -Spannung ist völliger O_2 -Mangel keine Seltenheit. Solch ein Medium ist nämlich in chemischer und damit auch in respiratorischer Hinsicht äusserst labil. Herrscht dagegen in einem Medium während *längerer* Zeit hohe O_2 -Spannung, so dürften inframinimale respiratorische Verhältnisse niemals eintreffen: ein solches Medium ist in chemischer und respiratorischer Hinsicht äusserst stabil. Die Kontrahenten dieser beiden Eigenschaftsgruppen, auf der einen Seite meist niedrige O_2 -Spannung, oft inframinimale O_2 -Spannung (sogar völliger O_2 -Mangel), beide bedingt durch die Labilität des Mediums in chemischer Hinsicht, und auf der andern Seite, auf Grund der Stabilität des Mediums, konstant hohe O_2 -Spannung, niemals inframinimale O_2 -Konzentrationen, hängen auf das engste miteinander zusammen. Diese Eigenschaftsgruppierung macht sich sowohl *lokal* wie *temporär* geltend.

Ich will bei Behandlung des Problems vom Lokalitätsgesichtspunkt ausgehen. Das Milieu der *Tubificiden* wird ja vor allem charakterisiert durch den scharfen Unterschied zwischen dem respiratorischen und nutritiven Medium in bezug auf O_2 und, als Folge davon, weiter durch die beiden respiratorischen Schichtungstypen

(S. 21); denn die unter den verschiedenen Umständen verschieden mächtigen Wasserschichten gleich oberhalb des O_2 -freien Schlammes, müssen immer ziemlich arm an O_2 sein. Damit hängt zusammen, dass den episapropelischen Tieren im allgemeinen aktive Anpassungen eigen sind an die in ihrem respiratorischen Medium konstant herrschenden, ziemlich niedrigen O_2 -Spannungen und an die O_2 -Schichtungen, in letzterem Fall, wie wir sehen werden, die respiratorische Mikroschichtung (s. S. 126). Dadurch ist jedoch ihr Leben nicht gesichert, da wir auch damit rechnen müssen, dass sie auch besonderen Anforderungen zu widerstehen haben, weil das Milieu, in welchem sie leben, auf verschiedenem Niveau so verschieden beschaffen ist. Ein *Tubifex* oder eine *Chironomiden*-Larve, welche in der Oberschicht des Schlammes lebt, riskiert immer, sich im Schlamm zu verlieren, und das umso viel leichter, als diese Tiere in hohem Grade gegen mechanische Reizungen empfindlich sind und dabei tief in den Schlamm fliehen. Wäre nun das Tier sehr empfindlich gegen niedrige O_2 -Spannung, so würde es jedesmal Gefahr laufen einzugehen. Die lokalen Differenzen machen sich auch dadurch geltend, dass auch in minimalen Vertiefungen in der Schlammoberfläche das Wasser bedeutend schlechter sein muss als in der Wasserschicht, welche über einen gleichmässigen Schlammboden oder über Erhöhungen desselben gelagert ist, ein Umstand, den ich weiterhin (S. 110 ff.) experimentell beweisen werde. Wenn eine Muschel in eine solche Höhlung fallen würde, so würde sie sich infolge ihrer Unbeweglichkeit schwer herausretten können, wenn sie sehr sensibel wäre.

Aber die eben skizzierte Anpassungsgruppierung der episapropelischen Fauna ist auch eine Konsequenz des temporären Wechsels, dem ihr Milieu unterworfen ist, es handelt sich um die sogenannten Successionen (NAUMANN 1919 a), welche natürlich, temporär gesehen, grosse Fluktuation im O_2 -Gehalt zur Folge haben müssen (THIENEMANN 1914, S. 307). Natürlich wird die Bodenfauna in erster Linie von den hier in Frage stehenden Veränderungen getroffen, weil die mit den Successionen zusammenhängenden Saprobisierungsprozesse vom Sapropel ausgehen, als eine Folge der eben behandelten, lokalen Labilität dieses Milieus. Nun sind die Successionen insofern ziemlich verwickelt, als die hierhergehörenden Erscheinungen sich wesentlich anders gestalten in einem eutrophen Wasser als in oligotrophem, in seichten Tümpeln anders als in tiefen Seen, Einzelheiten, auf die wir hier nicht näher eingehen können. Dass diese Unterschiede jedoch von entscheidender Bedeutung, gerade für die Bodenfauna sind, (und natürlich auch für die übrige Fauna) geht vollständig aus THIENEMANN'S Untersuchungen hervor (1913, 1915, 1920 a, 1920 b). In diesem Zusammenhang will ich hervorheben, dass es mir unter experimentellen Bedingungen geglückt ist, sogar regelmässige, tägliche Fluktuationen zu konstatieren, Experimente, welche ich weiterhin beschreiben werden (S. 91). Als eine Folge dieser temporären Labilität erstrecken sich die aktiven, respiratorischen Anpassungen des Organismus auf niedrigere O_2 -Konzentrationen, um die Übergänge von Mikroschichtung in Makroschichtung zu bewältigen, da der Organismus sonst eine grosse temporäre Beeinträchtigung erleiden würde. Das Tier vermag jedoch nicht immer, trotz grosser aktiver Anpas-

sungsbreite, temporär bedingten, inframinimalen O_2 -Verhältnissen, als respiratorische Makroschichtungen gekennzeichnet, zu entgehen; da setzt der passive Mechanismus ein, und damit erhält das Tier die Möglichkeit, entweder zu emigrieren oder das Eintreten von besseren Bedingungen abzuwarten.

Es ist naturgemäss, dass in einem Milieu von lokal und temporär stabilen, hohen O_2 -Konzentrationen, die aktiven, respiratorischen Mechanismen der Organismen gegenüber diesen hohen O_2 -Konzentrationen eingestellt werden. Dagegen kommt eine grosse passive Resistenz nie zur Entfaltung, da der Organismus niemals inframinimale, respiratorische Zustände riskiert.

Das physiologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen.

Wir haben schon vorweggenommen, dass es nicht gelungen ist, die Parallelität des aktiven und passiven respiratorischen Anpassungsvermögens unter ein und dieselbe einfache physiologische Formel zu bringen, wenn man diese beiden Seiten überhaupt voneinander getrennt hat. Ich will nun einige von diesen misslungenen Versuchen, aber nur theoretisch, von rein ökologischem Standpunkt aus betrachten, der meiner Meinung nach ganz verabsäumt worden ist. Dagegen habe ich wenige eigene hierhergehörige experimentelle oder faunistische Befunde anzuführen.

Im allgemeinen hat man eine Brücke zu schlagen versucht, durch die Annahme von O_2 -Depots, in der einen oder andren Form (BAEYER 1902, BONDY 1904, FRÖHLICH 1904 a, 1904 b und viele andere), eine Annahme, welche wohl für alle Zeit aus der Welt geschafft ist durch WINTERSTEIN (1907), welcher bewiesen hat, dass im Nervensystem vom Frosch »Sauerstoff weder intramolekular noch intrazellulär aufgespeichert« ist, weshalb »das Ueberleben des Rückenmarks in einer sauerstofffreien Atmosphäre überhaupt nicht auf Kosten von Oxydationsprozessen vor sich geht, sondern ein echtes anaërobes oder anoxydatives Leben darstellt« (WINTERSTEIN 1907, S. 355.).

Deshalb hat er aber das Vorkommen von O_2 -Depots nicht völlig verneint; »Es sei aber daran erinnert, dass der Organismus der höheren Tiere ja tatsächlich einen Sauerstoffspeicher von wunderbarer Vollkommenheit besitzt, dem fast alle den Sauerstoffdepots zugeteilten Eigenschaften zukommen, nämlich das Blut« (WINTERSTEIN l. c., S. 377). Im übrigen ist es höchst interessant zu beobachten, wie gerade in bezug auf die episapropelische Fauna derselbe Verfasser über die Anwendung dieser, betreffs der hierhergehörigen Arten schon von LANKESTER (1872—73) und MIALL (1895) gebrachten Theorie die grösste Vorsicht an den Tag legt. »Es ist eine auffällige und schwer zu deutende Erscheinung, dass gerade bei den Würmern, von denen ein beträchtlicher Teil (welche? Ref.) völlig (? Ref.) anaërob lebt, und von denen auch die nicht anaëroben sich zum grossen Teil durch eine ungewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffentziehung auszeichnen, respiratorische Farbstoffe sehr verbreitet sind, und besonders das Hämoglobin sich

häufiger findet als in allen übrigen Stämmen der Wirbellosen zusammengenommen» (WINTERSTEIN 1912, S. 72).

In der Tat hat KROGH's Schülerin Miss LEITCH (1916) jetzt durch spektrometrische Untersuchungen der Dissoziation des Oxyhämoglobins unter verschiedenen O_2 -Spannungen, interessanterweise gerade an episapropelischen Formen, nämlich *Chironomus*-Larven und den roten Formen von *Planorbis corneus*, festgestellt, dass das Hämoglobin erst bei ziemlich niedriger O_2 -Spannung zur Anwendung kommt, und dann allmählich vom Oxyhämoglobin zum reduzierten Hämoglobin übergeht. Als O_2 -Aufspeicher kann das Hämoglobin, laut genannter Verfasserin, keinerlei Rolle spielen, weil, wie sie hervorhebt, es, absolut gesehen, unter allen Umständen ganz unzureichende Mengen von O_2 sein müssen, welche auf diese Weise gebunden werden können, etwas, was auch PÜTTER (1908, S. 47) betont.

In bezug auf die *Tubificiden* und *Chironomiden*-Larven muss diese »Speicher-Theorie« ausserdem unrichtig sein, nach einer Reihe von Beobachtungen zu urteilen, die ich gemacht habe. Schon in den auf S. 29 dargelegten tabellarischen Darstellungen habe ich gezeigt, wie bei den Versuchstieren in dem O_2 -freien Wasser, die sonst lebhaft rote Farbe nach wenigen Stunden verblich, und der helle Farbton bis zum Schluss des Experimentes blieb. Die Experimentstiere (*Tubifex*) waren von derselben hellen Farbe, wie es die normal weisslichen *Nais elinguis* sind. In Versuchen, wo ich *Tubifex rivulorum* und *Nais elinguis* gleichzeitig nebeneinander hatte, und das Wasser O_2 -arm geworden war, wurde es mir tatsächlich schwer, die beiden Arten voneinander zu unterscheiden, wenigstens betreffs der kleineren Exemplare, wenn sie auf den Wänden des Glasefässes krochen. Mikroskopisch war es ebenso deutlich, dass das Blut an Hämoglobingehalt verloren hatte. Es handelte sich also um keinen Farbumschlag, darauf beruhend, dass das Blut eine venöse Beschaffenheit bekommen hatte, sondern die Farbveränderung beruhte eher darauf, dass das Hämoglobin in *Übereinstimmung mit* andern Substanzen die Fähigkeit hat, anaërob zersetzt zu werden, eine Eigenschaft, welche natürlich gegen jede Theorie spricht, die dem Hämoglobin eine *besondere* Bedeutung als »Speicher« beilegt.

Dass nämlich eine solche Zerlegung vorlag, schien noch deutlicher aus einer Reihe von Experimenten an verschiedenen roten *Chironomiden*-Larven hervorzugehen. Setzt man diese in O_2 -freies Wasser, so bleichen sie allmählich sehr stark aus. Dass das wirklich auf das *Verschwinden* des roten Farbstoffes zurückzuführen ist, ist hier leicht zu konstatieren. Gleichzeitig bildeten sich zwischen den Segmenten starke Einschnürungen, eine Erscheinung, welche ich zugleich mit dem Verschwinden des Hämoglobins als eine besondere Form von *Inanition* bezeichnen möchte (eine *anaërobe* Inanition). Trotzdem lebt das Tier noch eine Zeit lang, wobei das Herz Rythmik zeigt, oder wenigstens, wenn es vorher stillgestanden hat, sich bei O_2 -Zufuhr wieder in Gang setzt. Jedoch sind die *Chironomiden*-Larven hierbei ziemlich empfindlich, und der Schaden ist bald nicht mehr gut zu machen, insofern als das Tier sich nicht mehr erholt, wenn diese Inanition zu weit geht.

Im übrigen kann man sich unmöglich denken, dass die O_2 -freien Medien, welche ich bei meinen Versuchen über die Resistenz der *Tubificiden* gegenüber O_2 -Mangel benutzte, und welche dann und wann, nach dem Geruch zu urteilen, grosse Mengen H_2S enthielten, nicht aus den langgestreckten und feinkalibrigen Tieren den an das Oxyhämoglobin lose gebundenen O_2 , den die Tiere binnen kurzem nicht selbst verbrauchen konnten, an sich gerissen hätten.

Ich will jedoch nicht so weit gehen, zu behaupten, dass sich gar kein O_2 in dem Hämoglobin während des ersten Anfangs der Anaerobiose aufspeicherte. Im Gegenteil geht aus einer Reihe von Adaptionerscheinungen hervor, das sich eine solche Aufspeicherung deutlich geltend macht, die illustriert wird durch bestimmte Unterschiede in den Reaktionen der Tiere, welche übergeführt werden in asphyktische Verhältnisse, beruhend auf Differenzen in der O_2 -Konzentration des Mediums, von welchem die Tiere übergeführt werden (S. 81). Diese ephemere verlaufenden Reaktionen sind jedoch sicherlich Nebensache und am ersten in Relation zu stellen zu der Bedeutung des Hämoglobins unter aeroben respiratorischen Bedingungen.

Damit kommen wir zu der Schlussforderung, dass die Notanaerobiose nicht das geringste mit dem Hämoglobin als »Speicher« zu tun hat, und wahrscheinlich ist dasselbe der Fall bei den andern respiratorischen Farbstoffen, welche damit zu den aktiven, aeroben, respiratorischen Mechanismen gehören. Die Verschiedenheiten der O_2 -Absorptionsintensität, wenigstens betreffs des Hämoglobins von verschiedenen Fischen, stimmen auch mit den ökologischen Forderungen schön überein (KROGH u. LEITCH 1919). Fehlen dagegen respiratorische Farbstoffe bei Tieren in einem O_2 -armen Milieu, so haben wir allen Grund als aktive respiratorische Anpassung andauernde Anaerobiose zu vermuten. So ist es bei der episapropelischen Fauna möglicherweise der Fall bei gewissen *Cyclops* und der *Corethra*-Larve, und so ist es immer bei den Endoparasiten.

Aber auch die Rolle des Hämoglobins während aerober Respiration ist falsch gedeutet worden. Man hat nämlich angenommen, dass ein grösserer Gehalt von diesen Blutfarbstoffen einen besonders starken O_2 -Bedarf markiert, vergl. z. B. BUNGE (1888). Tatsächlich ist es nicht der O_2 -Bedarf als solcher, den das Hämoglobin anzeigt durch sein Vorhandensein, sondern in erster Linie die Schwierigkeiten diesen O_2 -Bedarf zu befriedigen. Damit ist es klar, dass wir Blutfarbstoffe antreffen können bei den allerverschiedensten Typen von solchen, welche gekennzeichnet sind durch äusserst grossen O_2 -Bedarf, bis hinunter auf Formen, deren O_2 -Bedarf nicht grösser ist, als dass sie Notanaerobiose während langer Zeit aushalten können; in dieser Beziehung besteht also kein Gegensatz. Wir müssen deshalb beim Vorkommen der Blutfarbstoffe mit wenigstens zwei Variablen rechnen, nämlich einerseits dem O_2 -Bedarf, andererseits der Schwierigkeit, diesen O_2 -Bedarf zufrieden zu stellen. So ist die Verschiedenheit zu deuten betreffs des Gehaltes an Hämoglobin zwischen typisch episapropelischen Formen z. B. den stark roten *Chironomiden*-Larven und *Tubificiden* einerseits und mehr erranten, oben lebenden Formen, wie *Tanyptinen*-Larven und *Naiden* andererseits, deren Blut wenig oder nicht gefärbt ist. Ich will

die Bedeutung des Hämoglobins (und der Blutfarbstoffe überhaupt) als aktiven respiratorischen Mechanismus mit PFLÜGER'S Worten definieren: (PFLÜGER 1875, S. 275). »Das Hämoglobin ist — — — nur ein bequemer Lastwagen von grosser Capacität«. Auf diese Bedeutung unter aëroben Bedingungen deutet z. B. das Resultat der Untersuchungen von JORDAN und SCHWARZ (1920) hin.

Damit haben wir konstatiert, dass es weit getrennte Mechanismen sind, die bei der Aërobiose und der Notanaërobiose wirken. Sie können nicht unter eine gemeinsame, physiologische Formel durch Annahme von O_2 -Depots in irgend einer Form zusammengefasst werden. Ob sie dagegen nach WINTERSTEIN (1907) so vereinigt werden können, dass in jedem Atmungsprozess, mag er aërob oder anaërob sein, zuerst eine in beiden Fällen gleiche Teilung der Nährstoffe intramolekulärer Art von statten ginge, dann aber bei Aërobiose ausserdem eine Oxydation der Teilungsprodukte hinzukommen würde, darüber kann ich mit Hilfe meiner ökologischen Beobachtungen kein Urteil fällen.

Das ökologische und physiologische Verhältnis zwischen der andauernden Anaërobiose und der Notanaërobiose.

Damit können wir übergehen zu einer Behandlung des ökologischen und physiologischen Zusammenhanges zwischen den Anpassungen der intestinalen Parasiten und der episapropelischen Fauna. Diese beiden Anpassungstypen hält BUNGE für ökologisch und physiologisch einander sehr nahe stehend, da sie beide in einem O_2 -armen oder geradezu O_2 -freien Medium leben. »Nur dadurch, dass die Würmer als Schlammbewohner eine Vorschule durchgemacht hatten, waren sie befähigt in den Darm höherer Thiere einzuwandern« (BUNGE 1890). Diese Annahme sucht er ausserdem durch phylogenetische Beweise zu stützen. Was diese betrifft, so ist es allerdings klar, dass, wählt man so grosse phylogenetische Einheiten wie es dieser Verfasser für angebracht hielt, man das Vorhandensein von jeder ökologischen Anpassungsserie aufstellen und beweisen kann, sei sie noch so willkürlich. Wählt man kleinere Einheiten, so wird man schon hier auf ansehnliche Schwierigkeiten stossen.

Wir können nun übergehen zu den rein ökologischen und physiologischen Seiten des Problems, welchen in diesem Zusammenhang das Hauptinteresse gilt. In bezug auf meine vorhergehenden Auseinandersetzungen bedeutet BUNGE'S Beweisführung ein Übersehen des Unterschiedes zwischen dem aktiven, respiratorischen Mechanismus, durch eine andauernde Anaërobiose gekennzeichnet, und der Notanaërobiose, welche eine passive, respiratorische Anpassung ist. Man sucht nämlich in seinen Abhandlungen vergeblich nach einer Unterscheidung zwischen Anaërobiose mit Assimilationsfähigkeit und einer Anaërobiose ohne diese. Ich habe schon betr. der *Tubificiden*, *Lumbriculus* und der *Chironomiden*-Larven das Fundamentale dieses Unterschiedes hervorgehoben und interessanterweise hat PÜTTER betr. *Hirudo* (1908, S. 18) dsbzgl. ähnliche Erfahrungen gemacht, wenn dieses Tier auch in einem ganz anderen Substrate lebt. Tatsächlich liegt wohl das Wesentliche in der endo-

parasitischen Anpassung an die Assimilation und nicht an die Respiration. Man kann sich auch, wenigstens in bezug auf die Detritusfresser, die Frage stellen, wie weit ihr Nahrungssubstrat für diese »Vorschule« geeignet ist, weil es zum Unterschied von dem der Darmparasiten in höchstem Grade nahrungsarm ist. Übrigens sind es in diesem Faunagebiet sehr wenige höhere Tiere, betreffs deren die Anwesenheit einer andauernden Anaërobie anzunehmen ist (S. 27).

Andere passive Anpassungen der episapropelischen Fauna.

Noch andere passive Anpassungen als die bisher behandelte Resistenz gegenüber O₂-Mangel gibt es, welche, wenn sie auch nicht im eigentlichen Sinne respiratorisch sind, doch in diesem Zusammenhange besprochen werden müssen. Es handelt sich um die äusserst wohl ausgebildete Resistenz gegenüber Destruktionsprodukten, welche sich bei Vermodern und bei Fäulnis von sedimentierten organischen Stoffen bilden, nämlich CO₂, H₃N, H₂S, Kohlenwasserstoffe u. s. w.

An meinem speziellen Untersuchungsobjekt, den *Tubificiden*, habe ich quantitativ nur die Wirkung von CO₂ studiert. Ich werde jedoch erst im weiteren Verlauf dieser Abhandlung (S. 137 ff.) diese Wirkung eingehender behandeln, im Zusammenhang mit meinen »CO₂-Experimenten«, weil der respiratorische Mechanismus auf Grund seiner Empfindlichkeit sehr scharf verschiedene Veränderungen des Mediums anzeigt. Jedenfalls war der Widerstand der *Tubificiden* in dieser Hinsicht einfach erstaunlich. Sie konnten 140 Stunden (s. Tab. XIII S. 148) ohne grössere Ungelegenheit in einem Wasser aushalten, das ungefähr 200 cm.³ CO₂ pr. l. enthielt, und überlebten, ohne irgendwelches Zeichen von Degeneration einen 24-stündigen Aufenthalt in einem Wasser, das beinahe 500 cm.³ CO₂ pr. l. enthielt; in diesem letzteren Fall konnte man direkt nach dem Geschmack entscheiden, dass das Wasser sauer war. Überhaupt ist es mir nicht einmal gelungen, auch nicht bei einzelnen Tieren, lethale Konzentrationen zu erreichen, oder Degenerationsprozesse zu entdecken. Ganz ohne Wirkung ist CO₂ jedoch nicht, insofern als sie nämlich lähmend wirkt. Die Beweglichkeit der Tiere wird bedeutend geringer, sowohl die des lokomotorischen als auch des respiratorischen Mechanismus. Auch der nutritive Mechanismus ist dem Einfluss unterworfen, indem nämlich die Detritusabsetzung äusserst langsam vor sich geht, offenbar auf einer Lähmung der Darmmuskulatur beruhend. Es passierte jedoch nie, dass der Detritustransport ganz aufhörte, wie es bei O₂-Mangel der Fall ist. Ausserdem macht sich der Lähmungsprozess noch bei einer Reihe reflectorischer Funktionen bemerkbar, welche sonst blitzschnell verlaufen; so z. B. reagieren die Tiere erst auf ziemlich starke mechanische Reizungen mit sehr träge ausgeführten Fluchtreflexen. Einesteils beruht das natürlich darauf, dass der Bewegungsmechanismus nicht ordentlich funktioniert, aber dazu kommt noch die geringere Empfindlichkeit. Im übrigen ist die Wirkung von CO₂ gleich gering bei O₂-Mangel und O₂-Überfluss.

Die geringe Wirkung von CO₂ gerade auf *Tubifex*, ist ebenso von RINGER und

PHEAR (1894—1895) konstatiert worden. Sie fanden, dass *Tubifex*-Individuen, welche in CO_2 -gesättigtes Wasserleitungswasser gebracht wurden, zwar im Anfang lokomotorisch gelähmt wurden, aber »in a few hours they are seen to be again perfectly active«. Ich hatte auch Gelegenheit zu sehen, wie gleich nach einem Zusatz von CO_2 -reichem Wasser sich die Lähmungserscheinungen geltend machen, in diesem Fall bei dem respiratorischen Mechanismus, und wie nach einiger Zeit diese Lähmung, oder besser gesagt, Hemmung nachlässt. Bei hohen CO_2 -Konzentrationen werden die Tiere jedoch selbst nach einer längeren Restitution nicht wieder ganz »perfectly active«, wie die Verfasser meinen, sondern von dem Lähmungsprozess bleibt immer ein Rest zurück, der grösser und grösser wird, je mehr die CO_2 -Dosierung zunimmt.

Derselbe Widerstand gegenüber CO_2 wurde von BOUNHIOL konstatiert (1902, S. 99) an *Polychaeten*, welche an ähnlichen Stellen im Meere leben. Die *Aeschna*-Larven halten ebenfalls ziemlich starke CO_2 -Konzentration ohne schädliche Einwirkung aus (WALLENREN 1914, S. 22.). Jedoch ist es hier ziemlich leicht, tödlich wirkende Konzentrationen zu erreichen.

Wie dieser grosse Widerstand zu deuten ist, ist nicht ohne weiteres klar. In bezug auf diese Anpassung ist es nämlich eigentümlich, dass der CO_2 -Gehalt unter ökologischen Bedingungen niemals höhere Werte erreichen kann; denn trotz mannigfacher Analysen unter experimentellen Bedingungen, welche eine starke Ansammlung von CO_2 bewirken müssen (z. B. geschlossene Gefässe mit Wasser und stark verwesendem Schlamm), habe ich als höchsten Wert für autogene CO_2 -Akkumulation $28,4 \text{ cm.}^3$ pr. l. zu verzeichnen, ein Wert, der dem ökologisch maximalen Werte wahrscheinlich ziemlich nahe liegt. Auch KROGH (1904, 1919) verneint die Möglichkeit allzu grosser CO_2 -Akkumulationen unter normalen Bedingungen, und nur in Ausnahmefällen sieht man so hohe Zahlen, wie die von BIRGE und JUDAY (1911, S. 80) gefundenen ($49,1 \text{ cm.}^3$ pr. l. freie CO_2 in Tiefenwasser in Garvin lake, Wisconsin). Jedoch ist es möglich, dass schon weit geringere Dosen als die experimentell gefundenen, wenigstens nach längerer Zeit, tödlich wirken, da der letztere Umstand in natürlichen Verhältnissen sehr viel zu bedeuten hat. Bei Laboratoriumsexperimenten sind wir ja gezwungen, uns in viel zu kurzen Zeiträumen zu bewegen.

Ausserdem habe ich die grosse Widerstandskraft der *Tubificiden* auf H_2S konstatiert. Sie ertragen gut Wasser, welches sehr stark nach diesem Gase riecht. Jedoch hatte ich keine Gelegenheit, quantitative H_2S -Bestimmungen darüber zu machen. Im Übrigen ist diese Anpassung recht kompliziert, insofern als sie unter ökologischen Bedingungen nicht anders in Funktion treten dürfte, als bei vollständigem Fehlen von O_2 ; H_2S wird ja von besonderen Mikroorganismen gerade mit Hilfe des freien O_2 zersetzt (S. 18) und ist auch rein chemisch ein starkes Reduktionsmittel.

H_3N kommt natürlich auch vor. Da im allgemeinen unter natürlichen Bedingungen Süsswasser neutral oder schwach sauer reagiert (dann und wann mal schwach alkalisch) infolge von gelöstem freiem CO_2 , so findet sich H_3N gebunden vor und zwar in dem Fall meistens an CO_2 . Dabei ist zu bemerken, dass unter

aëroben respiratorischen Bedingungen die H_3N -Verbindungen sehr rasch zu Nitriten und Nitraten oxidiert werden dürften, weshalb eine Akkumulation nur bei O_2 -Mangel zu erwarten ist (ALSTERBERG 1920). Ich habe auch unter ähnlichen Bedingungen bei experimentellen Verhältnissen eine H_3N -Konzentration bis 20 mg. pr. l. (in gebundener Form) konstatieren können, Konzentrationen, welche für die *Tubificiden* bedeutungslos sind. Nachdem, was ich bei Tieren gefunden habe aus Gebieten, wo man mit Recht nicht *besonders* grosse passive Anpassungen an Ammoniumverbindungen erwarten konnte, existiert hierbei eine in ihrer Art ebenso grosse Resistenz, wie die Resistenz vieler Tiere gegenüber freier CO_2 .

Dass die Resistenz gegenüber Sumpfgas bei den *Tubificiden* besonders gross sein würde, war zu erwarten. In dem Schlamm, in den die Tiere sich einbohren, konnten sie sich in unmittelbarer Berührung mit den Sumpfgasblasen aufhalten, die sich in dem Schlamm schon auf 1 cm. Tiefe unter der Schlammoberfläche und noch näher bilden. Trotzdem zeigten die Tiere in ihren Reaktionen nicht die geringste Abnormität. Diese Sumpfgasblasen steigen dann und wann aus dem Schlamm auf an die Wasseroberfläche. War das Gefäss dabei geschlossen, so konnte sich nach oben eine wirkliche Sumpfgasatmosphäre mit bedeutendem Überdruck bilden, sodass das Wasser beim Öffnen des Gefässes (Glasflasche mit einem Kork geschlossen) meterhoch herausschiessen konnte. Waren in dem Gefäss gleichzeitig assimilierende Grünalgen, welche demnach bei Licht O_2 produzierten, so reagierten die Tiere trotzdem auf diesen O_2 -Zuschuss wie unter normalen Verhältnissen (S. 92). Da Wasser bei $+20^\circ C$ und atmosphärischem Druck 35 cm.^3 Sumpfgas pr. l. löst (KNAUTHE 1907, S. 141), und da unter diesen Bedingungen die Temperatur niedriger war (cirk. $+15^\circ C$) und sich das Sumpfgas in starkem Überdruck befand, ist es deutlich, dass die *Tubificiden* ohne weiteres einer Sumpfgaskonzentration von mindestens 35 cm.^3 pr. l. widerstehen. Wenn ich hier von den verschiedenen anaëroben Produkten und von der CO_2 gesagt habe, dass sie in geringerer Konzentration in ökologischer Beziehung bedeutungslos sind, so habe ich damit nicht gemeint, dass sie *ganz wirkungslos* sind für die feinere Gestaltung betr. der Reaktionen der Tiere, zum Beispiel auf O_2 . Ich habe bereits erwähnt, dass, wenn es gilt eine genaue Vorstellung von der Wirkung des CO_2 auf die *Tubificiden* zu erhalten, es am besten ist, gerade diese Wirkung auf den respiratorischen Mechanismus hin zu studieren. Jedoch können aus vorher erwähnten Gründen während des Funktionierens des aëroben Mechanismus nur Veränderungen im O_2 -Gehalt in Frage kommen. Die übrigen in Frage kommenden Substanzen können bei aëroben Verhältnissen nicht in bedeutenderen Mengen akkumuliert werden; darum habe ich sie auch *anaërobe Gifte* genannt.

Was man eigentlich vermisst, wenn es diese passiven Anpassungen gilt, das sind die vergleichenden experimentellen Untersuchungen hierüber an Objekten, Tieren und Pflanzen aus verschiedenem Milieu. Wir haben indessen allen Grund anzunehmen, dass die eben behandelte Resistenz der episapropelischen Fauna etwas *extremes* bezeichnet, und von dieser Annahme gehe ich in folgenden Auseinandersetzungen aus.

Die ökologische Bedeutung der Fäulnisgifte und des O_2 .

Wir kommen nunmehr zu einem Vergleich zwischen diesen eben genannten passiven Anpassungen und den vorher behandelten Anpassungen an die O_2 -Verhältnisse des Wassers, mag es sich nun um aktive an tiefliegende Existenzminima oder um grosse passive Anpassungen an anaerobe Verhältnisse handeln. Auch in dieser Hinsicht gibt es beachtenswerte Parallelismen. Wir können sagen, dass Tiere, welche aktiv angepasst sind an ein niedriges respiratorisches Existenzminimum und damit grossen Widerstand gegen O_2 -Mangel zeigen, auch grosse Resistenz aufweisen gegenüber Fäulnisgiften, die unter natürlichen Verhältnissen produziert werden.

Dass besonders die epispäropelische Fauna in dieser Hinsicht resistent ist, wird seit langem von ökologischem Standpunkt aus angesehen (z. B. BOUNHIOL 1902, S. 100). Ein weiterer grosser Schritt in der angedeuteten Richtung ist von KOLKOWITZ und MARSSON (1909, S. 131) und von THIENEMANN (1915, S. 24) gemacht worden: diese Verfasser haben einfach die Eigenschaft dieser Fäulnisgifte als ökologische Faktoren eliminiert, in dem sie annahmen, dass wir am ehesten in der O_2 -Konzentration und in der durch Fäulnis verursachte Veränderung derselben, die jeweiligen Unterschiede in den Wasseransammlungen zu suchen haben. Besonders THIENEMANN betont diesen Sachverhalt sehr scharf, und stützt seine Ansicht auf gründliche Studien an Ort und Stelle.

THIENEMANN'S Schlussfolgerung wird jedoch kritisiert von STEINMANN und SURBECK (1918), die den Fäulnisgiften eine bedeutende ökologische Rolle beimessen wollen, eine Annahme, die sie auf Experimente gründen. Hierbei setzten sie entweder »frische Stalljauche« dem O_2 -reichen Wasser zu, oder sie gaben eine Beimischung von H_3N und prüften dann den Widerstand verschiedener Tiere gegenüber diesen Medien. Als Versuchstiere nahmen sie in den »Jaucheexperimenten«, die wir zuerst besprechen wollen, ausschliesslich Fische, welche als ziemlich ausgeprägte Reinwasserorganismen bezeichnet werden müssen: Forellen, diese kamen am meisten zur Anwendung, ferner *Alburnus*, *Squalius* und *Gobio*. Es ist wohl selbstverständlich, dass diese Tiere unter solchen Verhältnissen sehr bald sterben müssen, also eine sehr grosse Empfindlichkeit zeigen. Dadurch scheint bewiesen, dass O_2 -fordernde Formen gegen Stoffe empfindlich sind, welche ohne Zögern als Fäulnisgifte bezeichnet werden müssen.

Aber STEINMANN und SURBECK zogen noch weitere Schlussfolgerungen. Durch einen Vergleich des Resultats der Giftwirkung der »Jauche«, die sie auf das Vorhandensein von freiem H_3N und H_2S zurückführten, einerseits, mit dem H_3N -Gehalt der schweizer Flüsse, den sie auf Grund einer Reihe H_3N -Experimente als der zulässigen maximalen Dosis sehr nahe kommend ansahen, andererseits (STEINMANN und SURBECK l. c., S. 373, 441), zogen sie die Schlussfolgerung, dass die Fäulnisgifte und dabei speziell das Ammoniak als die wichtigsten ökologischen Faktoren zu bezeichnen seien. »Jedenfalls kommt man mit der von THIENEMANN, FEHLMANN

und andern gegebenen Erklärung der genannten Verschiedenheiten aus dem verschiedenen Sauerstoffbedürfnis der Organismen unmöglich aus» (l. c., S. 441).

Bei der Analyse ihrer Experimente und Resultate müssen wir, nach dem, was ich gezeigt habe (ALSTERBERG 1920), von ihren H_3N -Experimenten absehen und nur Bezug nehmen auf ihre Experimente mit Jauche, wobei wir untersuchen wollen, inwieweit diese Experimente mit den Prozessen draussen in der Natur konvergieren oder divergieren. Dabei haben wir die Analyse besonders auf das Verhältnis zwischen O_2 und den Fäulnisgiften zu richten. Wie ich bereits hervorhob, und auch von verschiedenen Verfassern hervorgehoben worden ist (z. B. KNAUTHE 1907, S. 227), kommt eine stinkende Fäulnis und damit eine bemerkenswerte Produktion von Fäulnisgiften nicht eher zustande, bis aller absorbierter O_2 verschwunden ist. Auf der andern Seite gehen diese reduzierenden Substanzen bei Luftzutritt sehr rasch Oxydationen ein. Den Antagonismus zwischen diesen Giften und O_2 beleuchten z. B. BIRGE und JUDAY (1911), WHIPPLE (1914, S. 210, 263) und speziell betreffs des Sumpfgases die Tabellen in KNAUTHE (1907, S. 60) und BIRGE und JUDAY (l. c.). Hier und da findet man Angaben, dass H_2S und O_2 zusammen existieren können, aber das dürfte noch genauere Untersuchungen an Ort und Stelle und ausserdem von rein chemischem Standpunkt aus benötigen. Diese Substanzen sind also, wie schon gesagt (S. 42), anaërob, nicht nur mit Rücksicht auf ihr *Entstehen*, sondern auch deshalb, weil sie nur unter anaëroben Bedingungen *bestehen* können. Aber damit haben wir nebenbei die andre Seite der Sache berührt, nämlich die von THIENEMANN als ökologische Faktoren angesehenen Veränderungen im O_2 -Gehalt, die bei der Oxydation der anaëroben Gifte zustande kommen.

Damit ist klargelegt, dass die Experimente von STEINMANN und SURBECK nicht die Beweiskraft haben, die sie ihnen zumessen. *Ökologisch* gesehen stellen ihre Experimente *reine Kunstprodukte* dar, weil nämlich in der Natur die Eigenschaften im Milieu niemals in solcher Weise zusammenfallen. Diese Verfasser hatten auch Gelegenheit, selbst zu konstatieren, wie das durch Jauche verunreinigte Medium binnen kurzem seine Giftwirkung verlor (STEINMANN und SURBECK l. c., S. 369) jedoch ohne die Konsequenzen aus dieser Tatsache zu ziehen. Nur unter ganz speziellen Verhältnissen und in lokal äusserst begrenzten Gebieten können möglicherweise durch menschliches Eingreifen so akute Fälle eintreten, wie die Experimente der erwähnten Verfasser demonstrieren. Eine chronische Form einer solchen Vergiftung kann bei Zutritt von O_2 nicht existieren. Sollte diese Vergiftung durch »Jauche« auf dem Vorhandensein von H_2S oder H_3N beruhen, so habe ich für aquatile Verhältnisse klargelegt, dass auch hierin die genannten Experimente von den herrschenden ökologischen Verhältnissen abweichen müssen. In bezug auf den Konflikt zwischen THIENEMANN und FEHLMANN einerseits und STEINMANN und SURBECK andererseits will ich meinen eignen Standpunkt folgendermaassen darlegen: Bei natürlichen successiven Veränderungen *eines aëroben Mediums* spielt die O_2 -Konzentration wohl die Hauptrolle beim Bestimmen des Aussehens der Fauna; bei schnell eintreffenden, akuten Veränderungen dagegen können die Fäulnisgifte ein bestimmender Fak-

tor werden, eine Sache, die jedoch äusserst selten und niemals unter natürlichen Verhältnissen eintreffen wird. *Ist die O₂-Konzentration einmal bis auf 0 oder wenigstens auf für die einzelnen Faunakonstituenten inframinimale Werte herabgesunken*, so ist anzunehmen, dass die *Dauer der Anaërobiose* die grösste Rolle spielt. Doch wäre es möglich, dass die anaëroben Gifte, welche erst jetzt (d. h. wenn die O₂-Konzentration = 0) sich bilden und akkumuliert werden können, eine gewisse Bedeutung haben, vor allem was das ungleiche Vermögen der einzelnen Tierarten anbetrifft, bei experimentellen Verhältnissen einem anaëroben Medium zu widerstehen, und weiter, wo es gilt, das schnelle Verschwinden der *Tubificiden*-Fauna in Teichen, wenn das Wasser O₂-frei und stinkend wird, zu erklären. Doch scheinen besonders in grösseren Gewässern alle Werte solcher Akkumulationen bei gewöhnlichen ökologischen Verhältnissen in erträglicher Dosierung zu liegen. Demnach dürfte THIENEMANN'S Ansicht auch insofern die richtige sein.

Durch die vorhergehenden Auseinandersetzungen haben wir auch ökologisch erklärt, weshalb Tierformen, welche die Fähigkeit haben bei niedriger O₂-Konzentration zu existieren, auch grosse Widerstandsfähigkeit haben müssen gegenüber Fäulnisgiften. Diese Formen hatten ja, wie schon klargelegt wurde, auch eine grosse Widerstandskraft gegenüber O₂-Mangel, und gerade dabei können diese Gifte entstehen. Dagegen leben die O₂-liebenden Formen in einem sehr stabilen Medium, wo absoluter O₂-Mangel eine Unmöglichkeit ist; dadurch sind auch die anaëroben Destruktionsprozesse ausgeschlossen. In ihrem Widerstand diesen gegenüber verhalten sich die O₂-liebenden Formen wie im allgemeinen die Organismen, d. h. diese Stoffe wirken als Gifte.

Ich will die Veränderungen im Medium und ihren Zusammenhang untereinander in folgender tabellarischen Übersicht demonstrieren:

| Medium: | Konstanz des O ₂ - Gehaltes: | Absoluter O ₂ - Mangel: | Anaërobe Gifte: |
|----------------|--|---------------------------------------|--------------------|
| Stabile Medien | konstant O ₂ -reich | niemals | niemals |
| Labile Medien | lokale u. oft tempo- räre O ₂ -Armut | oft | oft |

Diesen Eigenschaften des Mediums entsprechen folgende Anpassungen der respektiven Organismen:

| Medium des Organismus: | Aktives brauchbares O ₂ -Minimum: | Widerstand gegenüber O ₂ -Mangel: | Widerstand gegenüber anaëroben Giften: |
|---------------------------|---|---|---|
| Stabile Medien | hoch | gering | gering |
| Labile Medien | niedrig | gross | gross |

Der Zusammenhang zwischen all diesen Erscheinungen ist somit genügend erklärt. Die episapropelischen Detritusfresser haben demnach, um das Milieu nutritiv ausnutzen zu können, sich nicht nur seinen respiratorischen Eigenschaften anpassen müssen, sondern auch denen der Destruktionsprodukte, die dem Milieu eigen sind.

Termini wie »Schlick«, »Schlamm«, »Lehm«, »Sand« u. s. w., welche die Beschaffenheit eines Bodens bezeichnen sollen, sind in der Tat ökologische Kollektiva, welche noch ihrer Analyse harren.

Was dagegen die Resistenz betrifft gegenüber *Giften*, welche nicht unter autogenen Veränderungen im Medium auftreten, so ist offenbar kein Unterschied zwischen der sapropelischen Fauna und anderen Formen, weil sie hier ebenso giftig wirken wie sonst. Ich selbst habe das nur wenig untersucht; es gibt aber von anderer Seite Angaben darüber. LOCKE (1895) und RINGER (1897) haben konstatiert, dass *Tubifex* äusserst empfindlich ist gegen die Salze der schweren Metalle, besonders Kupfer. LOCKE fand, dass der Umstand, dass *Tubifex* in destilliertem Wasser sehr schnell unterging, gerade auf diesem Gehalt an Cu-Salzen beruhte, welche bei der Destillation in Kupfergefässen, wenn auch in ganz geringer Menge, gelöst werden. Über das Verhältnis von *Tubifex* und *Lumbriculus* zu Hg, s. S. 32.

IV. Die aktiven aërob-respiratorischen Mechanismen der Tubificiden.

Die allgemeinen Züge der respiratorischen Bewegungen der Tubificiden.

Ich habe bereits gezeigt, dass der Schlamm, in welchen die *Tubificiden* den Vorderkörper eingebohrt haben, in respiratorischer Hinsicht einer aëoben Atmung nicht genügen kann. Daraus folgt, dass die Tiere durch besondere aktiv wirksame respiratorische Apparate ihren O₂-Bedarf befriedigen müssen, auch wenn dieser gering ist, was ja aus dem grossen Widerstand der Tiere gegenüber O₂-Mangel indirekt hervorgeht. Hier könnte man sich mehrere Möglichkeiten denken. Eine naheliegende Möglichkeit wäre, dass das Tier periodisch O₂-reichere Wasserlagen aufsuchte, sich dann wieder in den Schlamm einbohrte um dort seine nutritive Tätigkeit fortzusetzen. Eine solche Anpassung weisen mehrere hierhergehörige faunistische Elemente auf, z. B. *Asellus*, *Hirudineen*, *Phoenochora*. Diese erranten Formen bilden in verschiedener Hinsicht den Gegensatz zu einem andern Typus, der die Sedentarien der episapropelischen Süsswasserfauna umfasst. Hierher gehören *Ptychoptera*, *Eristalis*, *Lumbriculus* und die *Tubificiden*. Diese letzteren repräsentieren wahrscheinlich eine fortgeschrittene Anpassung an den Schlamm und speziell an dessen tiefere Schicht als nutritives Substrat. Interessant in dieser Beziehung ist, dass die *Naiden* im allgemeinen, die nicht in den Schlamm minieren, doch nach meinen Beobachtungen von Detritus leben, der sich offenbar im Bildungsstadium der »*Ävja*« befindet (betr. dieser Begriffe s. SERNANDER 1918, NAUMANN

1920). Wohin die *Chironomiden*-Larven zu rechnen sind, ist nicht ganz klar; viele Arten jedoch sind viel weniger errant als PAUSE (1919) betr. *Chironomus gregarius* annehmen will.

Weil die *Tubificiden* zum grossen Teil in Schlamm versteckt sind, sind sie zwar geschützt gegen eine Reihe von Feinden, welche den erranten Formen drohen, können aber bei O₂-Mangel nicht in bessere Wasserlagen hinaufwandern: der Hinterkörper der *Tubificiden* ist in den Dienst der Respiration getreten. Wir gehen nun zu einer spezielleren Behandlung dieses respiratorischen Mechanismus in den folgenden Teilen der Untersuchung über.

Man wird auf die *Tubificiden* besonders aufmerksam durch ihre rythmischen Bewegungen. Diese scheinen für die ganze Familie charakteristisch zu sein, auch für die kientragenden Arten. Wenigstens bemerkt BEDDARD (1895, S. 84) in Bezug auf *Branchiura* »that this *Tubificid*, like others, rests with its head inbedded in the mud and its tail waving freely in the water«. Auch andre *Oligochaeten*, deren genauere systematische Stellung ungewiss ist, können solche Bewegung zeigen, z. B. die von EISEN (1881) beschriebene Gattung *Eclipidrilus*, welche von EISEN selbst als Typ einer besonderen Familie angeführt wird, von manchen Verfassern auf die *Lumbriculiden*, und von wieder andern auf die *Tubificiden* zurückgeführt wird. »The head end of the worm is generally burrowed in the mud or moss, and the tail freely vibrating in the water«. *Capitella*, welche einer gleichnamigen *Chaetopoden*-Familie mit ziemlich umstrittener Stellung angehört, zeigt in vielem konvergente Eigenschaften. Diese Gattung lebt nämlich, wenn im Meer, an denselben Stellen, welche für die *Tubificiden* in süssem Wasser bezeichnend sind. EISIG (1887, S. 270) bemerkt »dass *Capitella* zeitweise nach Art limicoler *Oligochaeten* ihren Hinterleib schlängelnd im Wasser hin und her bewegt«. Respiratorische Bewegungen sind, wie BOHN (1904, 1906) gezeigt hat, sehr allgemein unter den *Polychaeten* und auch unter den *Hirudineen*, welche ich selbst mehrere Male beobachtet habe. Diese letzteren sind übrigens in dieser Beziehung schon von DUGÈS (1828) untersucht.

In diesem Zusammenhang muss ich erwähnen, dass man diesen kurzen Notizen aus verschiedenen Arbeiten, welche ihr Objekt fast ausschliesslich von anderen Gesichtspunkten aus behandeln, nicht zu grosses Gewicht beilegen darf. Im allgemeinen sind die Ausdrücke »schlängelnd«, »waving«, etc. ziemlich vieldeutig, und brauchen nicht typisch rythmischen Bewegungen zu gelten, sondern auch solchen, welche ich geneigt bin als »probierende« zu bezeichnen. Solche »probierende« Bewegungen sind z. B. für *Lumbriculus* charakteristisch.

Die rythmische Eigenschaft der Hinterkörperbewegungen der *Tubificiden* geht völlig klar aus den Tabellen über die verschiedenen Experimente hervor. Die Schnelligkeit wechselt, wenn die äusseren Bedingungen sich ändern, sind diese aber stabil, so ist auch der Frequenzwert stundenlang derselbe. Es ist jedoch angebracht, schon hier zu betonen, dass es mit unerhörten Schwierigkeiten verbunden ist, diese konstanten Bedingungen zu erhalten, infolge der ständig wirksamen O₂-Zehrung, der Empfindlichkeit der Tiere gegen Reizungen mechanischer Art, u. s. w.

Um die ziemlich grosse Konstanz der Rythmik zu zeigen, habe ich folgende Werte aus Tab. II (S. 55) vom 1.VII. 1919 nach dem Wasseraustausch (in der Tabelle mit vertikaler fettgedruckter Linie angegeben) angeführt. Die O_2 -Konzentration war (am folgenden Tag) $4,6 \text{ cm.}^3$ pr. l.; der CO_2 -Gehalt $2,6 \text{ cm.}^3$ pr. l.

| Einwirkungszeit: | | 0' | 130' | 210' |
|----------------------|--------|--------|--------|--------|
| Temp. °C. | | + 14,8 | + 14,7 | + 14,7 |
| <i>Limnodrilus</i> : | Nr. 2. | 0 | 0 | 0 |
| | Nr. 4. | 48 | 44,8 | 46,2 |
| | Nr. 8. | 0 | 0 | 0 |
| | Nr. 9. | 33,2 | 32,3 | 30,2 |
| <i>Tubifex</i> : | Nr. 1. | 65,2 | 58,3 | 51,3 |
| | Nr. 3. | 0 | 0 | 0 |
| | Nr. 5. | 56,8 | 40,8 | 45,8 |
| | Nr. 6. | 79,5 | 83,3 | 73,2 |
| | Nr. 7. | 74,7 | 69,0 | 69,8 |

Jeder dieser Frequenzwerte repräsentiert die Anzahl Schwingungen (= eine Bewegung von der einen Seite der Ebene zur andern), welche das Tier unter 30'' ausführte und ist die Durchschnittssumme von 5—10 oder mehr Teilbeobachtungen, welche zu dem infragekommenden Zeitpunkt gemacht wurden. Die angeführte Werte, welche aufs Geratewohl gewählt waren, sind auffallend konstant, besonders wenn man die unerhörte Empfindlichkeit der Tiere gleichzeitig mit in Berechnung zieht.

Das auch die einzelnen Teilbeobachtungen unter sich gut übereinstimmen, beweisen folgende Zahlen, die den Zahlen in der ersten Kolonne (den Beobachtungen nach Wasseraustausch) der vorher angeführten Werte zu Grunde liegen. Mit M meine ich die Durchschnittssumme der noch nicht umgerechneten ursprünglichen Teilbeobachtungen, die die Zeit für 20 Schwingungen angeben, und mit K diese umgerechnete Durchschnittssumme, nun die Anzahl der Schwingungen in 30'' angehend. Die apnoischen Tiere (Frequenz = 0) sind hier ausgenommen.

| | | |
|----------------------|------------------------|---|
| <i>Limnodrilus</i> : | Nr. 4: | { 12,3'', 12,4'', 12'', 12,8'', 12,5'', 12,3'', 13,2'', 12,5''; |
| | | { M = 12,5'', K = 48 |
| | Nr. 9: | { 18,8'', 17,2'', 20,3'', 17'', 17,2'', 18''; M = 18,08'', K = 33,2 |
| <i>Tubifex</i> : | Nr. 1: | { 9,2'', 9,2'', 9,2''; M = 9,2'', K = 65,2 |
| | Nr. 5: | { 10,5'', 10'', 10,8'', 10,5'', 11,2'', 10,3''; M = 10,55'', K = 56,8 |
| | Nr. 6: | { 6,7'', 6,7'', 7,3'', 7,6'', 7,7'', 7,9'', 7,9'', 8,3'', 7,7'', 7,5''; |
| | | { 7,7''; M = 7,54'', K = 79,5 |
| | Nr. 7: | { 8,3'', 7,9'', 7,8'', 7,6'', 7,7'', 8,1'', 8,0'', 8,7'', 7,9'', 8,3''; |
| | { M = 8,03'', K = 74,7 | |

Wie ohne weiteres aus dem hier angeführten zu ersehen ist, muss man die respiratorische schwingende Hinterkörperbewegung der *Tubificiden* als *rythmisch* bezeichnen. Dass die Bewegungen rythmisch sind, ergibt sich natürlich schon unmittelbar bei blosser Beobachtung. Unter extremen Bedingungen kann die Rythmik weniger ausgeprägt werden, aber der rythmische Einschlag ist immer vorhanden. Ich habe die statistischen Berechnungen nicht so weit ausgedehnt, dass ich auch die Dispersion u. s. w. berechnet hätte. Die angeführten Werte demonstrieren genügend, dass der Durchschnittswert kein, wenigstens nicht in höherem Grade, artifielles Produkt ist. Später, wenn Gründe für die Richtigkeit der Durchschnittswerte vorliegen, werde ich das genauer beleuchten.

Ungeachtet derselben äusseren Bedingungen sind indess bestimmte Unterschiede in der Frequenz zwischen den verschiedenen Individuen vorhanden. Jedoch sind diese individuellen Unterschiede in ein und derselben Art nicht besonders gross, und beruhen wohl auf der Grösse des Tieres, was ich nicht untersucht habe. Aber davon abgesehen, existieren ziemlich ausgesprochene Unterschiede zwischen den beiden Gattungen *Tubifex* und *Limnodrilus*. Bei den *Tubifex*-Individuen ist die Frequenz unter denselben Bedingungen zwei- oder mehrfachgrösser als bei *Limnodrilus*. Dieser Unterschied ist so ausgesprochen, dass ich schon hierdurch mit grosser Sicherheit sagen konnte, welcher Gattung das Versuchstier angehörte, eine Bestimmung, welche ich stets kontrollierte und bei der folgenden mikroskopischen Untersuchung bekräftigt fand. Jedoch gibt es in den beiden Gattungen Individuen, welche in bezug auf die Frequenz Übergänge bilden, weshalb der Unterschied mehr quantitativ als qualitativ ist. Übrigens verweise ich auf die angeführten Frequenzzahlen, die für *Limnodrilus* sowohl wie für *Tubifex* gelten.

In meinen Experimenten habe ich mit Vorliebe *Limnodrilus* benutzt. Dessen Frequenz ist auf Grund der ebengenannten Ursachen natürlich leichter zu registrieren, und ausserdem hat *Limnodrilus* eine Reihe anderer Eigenschaften, welche ihn zum Versuchsobjekt geeigneter machte. *Tubifex* benutzte ich hauptsächlich, um die bei *Limnodrilus* gewonnenen Resultate zu bekräftigen. Nur in dem Falle, wo ich den Unterschied zwischen den beiden Gattungen schärfer bestimmen wollte, musste ich auch *Tubifex*-Individuen im Experiment benutzen.

Gewisse Unregelmässigkeiten im Rythmus kommen auch unter normalen Verhältnissen vor, z. B. bei der Exkrementabsetzung, wenn der freie Teil des Hinterkörpers eine Reihe charakteristischer Bewegungen ausführt, welche an die Röhrenbaubewegungen erinnern (s. S. 6), jedoch ohne dass das Tier sich hinunter in den Schlamm zieht, wie es bei diesen letzteren der Fall ist. Das Drücken des Hinterkörpers gegen die Schlammoberfläche und die in *distaler* Richtung laufenden Ösen, haben offenbar die Aufgabe, die Exkremente hervorzupressen, welche die Form von feinen Fäden oder Zylindern haben, die sich oft mittels eines Schleimes an Gegenstände der Umgebung festkleben. Manchmal jedoch sind die Störungen nicht so weitgehend, sondern beschränken sich auf ein vollständiges oder teilweises Sistieren der Rythmik; durch diesen Umstand könnte man möglicherweise glauben, dass auch

die normale Rythmik, eine, wenn auch ruhigere und regelmässigere, nutritive Peristaltik repräsentieren könnte. Dagegen ist in erster Linie zu erwähnen, dass die normalen rythmischen Wellen von hinten nach vorn wandern, während die vorherbesprochenen Bewegungen und Ösen in Übereinstimmung mit ihrer Aufgabe von vorn nach hinten gehen. Ausserdem kann die Exkrementabsetzung sehr schnell ohne irgendwelche Bewegung des Hinterkörpers verlaufen. Man kann mit blossem Auge deutlich erkennen, wie der Darminhalt schnell nach hinten in den Darm gepresst wird, genau wie eine Hg-Säule in dem Thermometer bei schnell steigender Temperatur. Andererseits bewegt sich der Hinterkörper rythmisch, ohne dass gewöhnlich gleichzeitig ein Detritusinhalt in dem distalen Teil des Darmes zu sehen ist. Aus diesen Gründen ist es ausser allem Zweifel, dass die rythmische Bewegung nicht Zweck nutritiver Peristaltik ist. Um bei den Beobachtungen über die

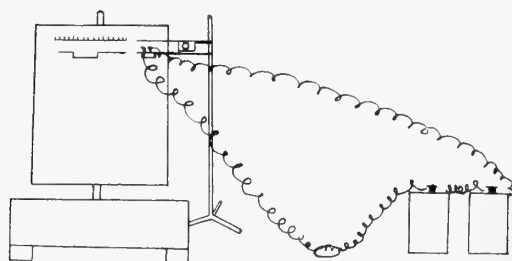


Fig. 4.

Figurerklärung im Text.

normale respiratorische Rythmik diese vorhin erwähnten Störungen zu vermeiden, habe ich bei der Behandlung der Werte nicht die Zahlen mitangegeben die ich bei Beobachtungen über Tiere im Defaekationsstadium erhielt.

Ein anderes störendes Moment sind mechanische Reizungen, denen gegenüber die Tiere eine enorme Empfindlichkeit zeigen. Diese Sache macht das Experiment in höchstem Grade zu einer Geduldprobe und ist möglicherweise die Ursache zu Unregelmässigkeiten in den Zahlen.

Eine einzelne mechanische Reizung übt jedoch keine längere Zeit persistierende Veränderung auf die Rythmik aus. Die Temperatur hat auch grossen Einfluss. Es ist deshalb wichtig, bei der Beurteilung der Frequenz Rücksicht auf die zur Zeit herrschende Temperatur zu nehmen.

Bei den Frequenzbestimmungen wandte ich den Chronographen an. Dieser ist zwar bequem, geriet aber bei häufigem Gebrauch leicht in Unordnung; und für diese Untersuchung waren tausenderlei Zeitbestimmungen erforderlich. Waren die Chronographen in Unordnung, so brauchte ich statt ihrer eine andere Einrichtung (Fig. 4), welche aus einem Kymographen mit geschwärztem Papier, zwei Trockenelementen, dem Hammer von NEEF, einen im Strom eingekoppelten Strombrecher (ein Druckknopf) und der Uhr von JAQUET bestand, das ganze gemäss der Figur 4. angeordnet. Beim Gebrauch setzte ich den Kymographen in Gang, während ich bei jeder Partialbeobachtung den Strom schloss für so lange Zeit, als erforderlich war, um 20 Schwingungen bei dem beobachteten Tiere zu zählen. Diese Zeit wurde registriert von dem Hammer und mit Hilfe der Uhr bestimmt. Der Apparat funktionierte immer, war aber sehr unbequem.

Die Bewegung ist wellenförmig, aber mit fortschreitenden Wellen. Insofern ist es nicht ganz richtig, wenn CH. BONNET (cit. v. WAGNER, 1906) die rythmischen

Bewegungen der *Tubificiden* mit der Wellenbewegung einer Violine saite vergleicht, da wir in letzterem Falle es mit einer stehenden Wellenbewegung zu tun haben. Die Wellen gehen immer von der Hinterkörperspitze aus u. zw. *vorwärts*, nicht »distalwärts« wie WAGNER (l. c., S. 305) glaubt, und erstrecken sich über den ganzen freien Teil des Hinterkörpers.

Die Wellen schwingen in einer Ebene. Ich machte genaue Beobachtungen, um zu konstatieren, ob die Bewegung möglicherweise schraubenförmig wäre, aber mit gänzlich negativem Resultat. Ich konnte höchstens entdecken, dass die Ebene unbestimmter ist bei geringer O₂-Menge, weil dann ziemlich oft distalwärts verlaufende Ösen und scharfe Biegungen auftreten, aber diese unregelmässige Rythmik kann ebensowenig als schraubenförmig angesehen werden, wie die in einer Ebene schwingende normale Rythmik.

Die nächste Frage ist, in welcher Ebene die Wellen schwingen, ob diese Ebene in dorsoventraler Richtung fixiert ist, oder von rechts nach links resp. umgekehrt, oder ob sie überhaupt nicht fixiert ist. Das ist sehr schwer zu bestimmen, da Rücken- und Bauchseite nicht leicht zu unterscheiden sind. Jedoch sind bei *Limnodrilus* auf der Ventralseite makroskopisch zu unterscheidende Organe, wahrscheinlich Drüsen, vorhanden, denenzufolge es möglich ist, sich eine Meinung über die Bewegungsebene zu bilden. Die Bewegung läuft in dorsoventraler Richtung, ganz wie es der Fall ist bei den schwimmenden und respiratorischen Bewegungen der *Hirudineen* und bei den rythmischen Bewegungen der *Chironomiden*-Larven, welche in dieser Hinsicht leicht zu beobachten sind. In bezug auf die *Tubificiden* muss ich dagegen einen Vorbehalt machen für etwaige Fehlerhaftigkeiten.

Da das Tier bilateral gebaut ist, könnte man erwarten, dass diese Bewegung auch eine Reihe Verschiedenheiten in den beiden entgegengesetzten Lagen der Schwingungsebene zeigt, nämlich dass die Schwingung in ventraler Richtung eine etwas andre Form und Geschwindigkeit als die Schwingung in dorsaler Richtung haben muss. Dies ist mir auch gelungen ziemlich sicher festzustellen. Die effektive Bewegung ist nach der Bauchseite gerichtet, während die Bewegung nach dem Rücken zu langsamer verläuft. Der Unterschied ist jedoch minimal, und ich konnte ihn erst nach äusserst genauen Beobachtungen feststellen.

Wenn sich der Hinterkörper des Tieres in schräger Stellung zur Schlammoberfläche befindet, ist die Ventralseite nach unten gewandt: die effektive Bewegung ist also nach unten gerichtet, und die Ebene dieser Bewegung ist also in der Vertikalebene fixiert. Ebenso ist die effektive Bewegung in der Rythmik der *Chironomiden*-Larven, bei welchen der Unterschied der beiden Schwingungen stärker ausgeprägt ist, nach der ventralen Seite gerichtet. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den *Tubificiden* gehen jedoch die Wellen distalwärts bei diesen Tieren, die im allgemeinen in der Schlammoberfläche in hauptsächlich horizontalverlaufenden Röhren oder Gängen leben, wo sie, ohne zu wandern, in unablässiger Rythmik in vertikaler Richtung oscillieren.

Nun sollte man vielleicht annehmen, dass die respiratorische Bewegung der

Tubificiden in erster Linie mit Rücksicht auf die Vertikalebene fixiert ist und dass die dorsoventrale Ebene erst in zweiter Linie kommt. Unter bestimmten Verhältnissen fallen die beiden Ebenen nicht zusammen, wie z. B. in folgendem Fall. Die *Tubificiden* zeigen bisweilen respiratorische Rythmik, ohne Schlamm zur Verfügung zu haben. Dann richten sie, wenn sie über eine Glasfläche kriechen, den Hinterkörper nicht vertikal aufwärts, wie sonst, sondern halten ihn in einer Höhe von nur cirk. 2—3 mm. über der Unterlage. Es ist klar, dass der Hinterkörper dabei bei jeder rythmischen Wellenbewegung die Unterlage berühren muss. Dabei verläuft manchmal die Bewegung in horizontaler Ebene; denn das Tier versucht durch eine Torsion des Hinterkörpers von 90° dem Missverhältnis abzuweichen. Auch dabei scheint ein Unterschied in der Bewegungsform der dorsalen und ventralen Seite der Ebene vorhanden zu sein. Um betreffs der *Tubificiden* diese Fragen sicher klarstellen zu können, muss als passendes Studienobjekt eine Form mit leichter erkennbarem äusseren Merkmalen angewandt werden, z. B. *Branchiura*, welche dorsal und ventral mit Kiemen versehen ist, oder *Hesperodrilus*, welcher ähnliche Bildungen lateral hat. Bei den *Chironomiden*-Larven konnte ich ohne weiteres Torsionen konstatieren, von einem Typus, wie er oben bei den *Tubificiden* beschrieben ist.

Die Grösse der Amplituden zu messen ist sehr schwer, und es ist mir auch nicht gelungen. Eine ganz zuverlässige Projizierungsmethode ist nicht leicht zu erreichen: denn die Tiere drehen sich sehr oft und damit zugleich auch die Schwingungsebene. Jedoch scheinen nach meinen Beobachtungen keine grösseren Veränderungen in den Amplituden zu existieren. Sie sind unter den verschiedensten Umständen gleichgros, auch in den verschiedenen Regionen des Hinterkörpers. Die Folge ist, dass, wenn das Tier sich hoch über den Schlamm streckt, der Hinterkörper mehr Wellenbewegungen gleichzeitig aufweist, als wenn sich nur ein kleiner Teil des Hinterkörpers über den Schlamm hinausstreckt.

Bald merkte ich während des Experimentes, das es angebracht war, den Teil des Tieres zu messen, welcher sich über der Schlammoberfläche befand. Dieser Teil (= »Hinterkörper« s. S. 6.) wechselte nämlich bei demselben Individuum ausserordentlich in der Länge unter verschiedenen Bedingungen, ohne dass z. B. mechanische Reizungen dafür verantwortlich gemacht werden können. Bei O₂-Reichtum verschwinden die Tiere im Schlamm, weil dabei der Hinterkörper stark kontrahiert wird, während sie bei O₂-Mangel denselben sehr hoch über die Schlammoberfläche in die Wasserschicht hinausstrecken. Um diese Bewegung zu registrieren benutzte ich ganz einfach einen Zirkel, womit ich ausserhalb des Glasgefässes in welchem die Tiere waren, die Länge derselben mass. Dabei hielt ich das Auge in konstantem Abstand ungefähr 10 cm. von der Glaswand. Es waren offenbar ziemlich grobe Schätzungen, die ich erhielt, und die geringeren Unregelmässigkeiten betreffs der Länge, sind sicher ohne weiteres als Beobachtungsfehler zu bezeichnen. Wir werden jedenfalls finden, dass diese Technik dem Bedarf vollkommen entspricht.

Die wichtigsten Bewegungen, welche der Hinterkörper der *Tubificiden* zeigt, und welche in diesem Teil untersucht und analysiert werden sollen, sind demnach die rythmische Bewegung und die Längenveränderungen des sichtbaren Teils.

Die Reaktionen der Tubificiden auf Wechsel im O₂-Gehalt.

Ich habe antizipiert, dass die vorher beschriebenen Bewegungen respiratorischer Natur sind. Um das zu beweisen, habe ich experimentell-physiologische Methoden benutzt. Ich werde jetzt zu einer Beschreibung der hierhergehörigen O₂-Experimentserie übergehen, und will erst die allgemeinen Vorbereitungen für die Experimente besprechen.

Ich hatte dabei die Tiere getrennt in »Kulturen« und zwar je eins in Präparatröhren, die 5 cm. hoch und 2 cm. im Diameter waren. Als Nahrungssubstrat wurde in die Präparatröhren Schlamm von derselben Wasseransammlung gefüllt, in welcher sie vorher gelebt hatten. Die beiden *Tubificiden*-Arten, die ich brauchte, waren in unzähliger Menge in dem vorher erwähnten Teich auf dem Helgonabacken in der Nähe der Universitätsbibliothek in Lund vorhanden. In diesem Teich, der äusserst saprobisiert ist, besteht der Boden aus einem übelriechenden, schwarzen Schlamm, in dem die Tiere ausgezeichnet gedeihen. Jedoch verschwand, wie gesagt, im Zusammenhang mit dem Aufkommen einer kräftigen *Lemna*-Wucherung diese individuenreiche *Oligochaeten*-Fauna. Deshalb holte ich mein Untersuchungsmaterial aus dem botanischen Garten, wo in den Kübeln mit *Nymphaea*, *Calla*, *Marsilia* etc. es ebenfalls dieselben *Tubificiden*-Arten in grosser Menge gab. Um für die Kulturen angewandt werden zu können, musste der Schlamm auf eine besondere Art behandelt werden. Weil die Tiere in dem für sie geeigneten Schlamm in grosser Menge vorhanden waren, entstanden bei der Anordnung der Kulturen gewisse Schwierigkeiten, einen tierfreien Schlamm zu erhalten, was unbedingt notwendig war, um alle Verwechslungen zu vermeiden. Anfangs versuchte ich unter dem Präpariermikroskop alle Tiere aus dem Schlamm herauszulesen. Diese Prozedur kostete Zeit und führte zu keinem Resultat. Dann benutzte ich eine erfolgreiche Methode, welche einfach und zeitsparend war. Die Tiere sind in einem Schlammpeiler immer an der Oberfläche zu finden während in den tieferen Schichten nur ausnahmsweise ein Tier zurückbleibt. Ich benutzte nun als Substrat nur diesen unteren Teil des Schlammpeilers nachdem der Schlamm einige Zeit in einem Zylinder unter Wasserspülung gestanden hatte. Auf der andern Seite hatte diese Prozedur den Vorteil, dass die Tiere, die als Untersuchungsobjekte dienten, sich in einem kleinen Volumen konzentrierten und deshalb leichter herauszulesen waren.

Die Experimentkulturen wurden bis zum Rande mit Schlamm gefüllt. Dies ist von grösster Wichtigkeit. Ich habe vorher schon das O₂-Zehrungsvermögen des Schlammes besprochen. War die Röhre nur zum geringeren Teil mit Schlamm gefüllt, wodurch eine enge hohe Röhrenmündung entstand, so hatte die O₂-Zehrung zur Folge, dass in der Röhrenmündung O₂-ärmeres Wasser stagnierte. Das Ergebnis war, dass sich das Tier in einer niedrigen O₂-Konzentration befand, die nicht von der O₂-Analyse, die sich auf das Wasser in dem Aquarium ausserhalb der Röhren bezog, erreichbar war. Dieser Unterschied wurde grösser, je höher die Röhrenmün-

dung war. Hiermit war eine Reihe merkwürdiger Konsequenzen verbunden. Bei O_2 -Mangel verlassen die Tiere, wenigstens *Tubifex* in der Regel, ihre Kulturen. Demnach wurde diese Räumungstendenz stärker, je höher die Röhrenmündung war. Um diese Auswanderung zu verhindern, musste die Röhre bis an den Rand mit Schlamm gefüllt werden. Wenn ich diesen Umstand in Betracht zog, verhielten sich die Tiere im allgemeinen sehr ruhig.

Im Anfang benutzte ich in den Experimenten Wasser aus dem Teich in dem die Tiere gelebt hatten. Aber bald fand ich, dass diese Massregel nicht die geringsten Vorteile, dagegen nur Schwierigkeiten mit sich brachte. Das Wasser war, wie schon gesagt, in höchstem Grade verunreinigt. Das hatte eine äusserst schnelle O_2 -Zehrung, schneller als sonst, zur Folge, ein Umstand, der oftmals in hohem Grade die Laborationen erschwerte. Die Tiere reagierten indessen in genau derselben Weise auf Wasserleitungswasser, und um das Resultat sicherzustellen, liess

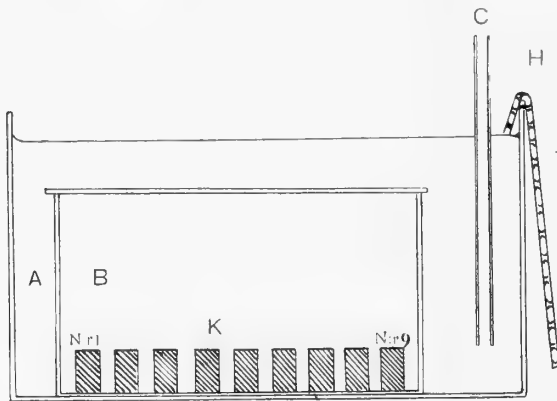


Fig. 5.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn; H = Heber.

ich die Tiere immer einige Zeit in diesem aufhalten (mit Schlamm), ehe ich sie als Experimentstiere benutzte. Dass die Tiere nicht den geringsten Schaden leiden durch Einwirkung von O_2 -reichem Wasser habe ich übrigens bereits gesagt.

In den Experimenten hatte ich stets mehrere Kulturen, um Zufälle zu vermeiden, welche sich in den Reaktionen des einzelnen Tieres geltend machen könnten. Die Kulturen wurden in Aquarien (= »Experimentgefässe») gesetzt. Damit ein Experiment gelingen sollte, war konstante Temperatur von grosser Bedeutung. Das Experimentgefäss wurde in ein grösseres Aquarium (= »Aussengefäss») gesetzt, in welches von unten aus Kühlwasser aus der Wasserleitung eingelassen wurde und zwar so, dass die Zulaufsröhre in das Wasser des Aquariums eintauchte, wo sie in der nächsten Nähe des Bodens ausmündete. Der Wasserüberschuss wurde von der Wasseroberfläche tropfenweise (dazwischen Luftblasen) mittels eines diskontinuierlichen Hebers abgelassen (s. Fig. 5.). Durch diese Kühlanordnung war für eine gleichmässige Temperatur gesorgt, die sich auch bei geringer Spülung der des Wasserleitungswassers gleich hielt. Die Temperatur war von dem Thermometer in dem Experimentgefäss abzulesen.

In der Experimentserie, die ich hier referieren will, benutzte ich als Experimentgefäss ein Aquarium, das 4 l. umfasste. Dies enthielt 9 Versuchskulturen und war bis an den Rand mit Wasser gefüllt und mit einer Glasscheibe verschlossen, die die Flüssigkeitsoberfläche direkt berührte, ohne dass Luft im Gefäss zurückblieb. Die Fugen waren mit Vaseline verdichtet. Ich veränderte in dieser O_2 -Experiment-

| Dat. | | 27/6 1919 | | | | | | 28/6 | | 4/7 | | | |
|---|------|-----------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|------|
| Ewz. | | 140 | 220 | 300 | 1170 | 1340 | 10 | 115 | 30 | 1340 | 0 | 115 | 215 |
| Temp. | | 15,1 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 14,9 | 16 | 15 | 7 | 14,6 | 18 | 14,5 | 14,5 |
| L. | Nr 2 | l. | <1 | <1 | 2 | 1,5 | 1,5 | 2 | 3,5 | 10 | 10,5 | 8,5 | 4,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 39 | 40 | 35,5 | 38,7 |
| | Nr 4 | l. | 2 | 1 | <1 | <1 | <1 | 3 | 2 | 6 | — | 6 | 8 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 45 | — | 51,3 | 51,7 |
| Nr 8 | l. | <1 | 3 | 2 | 2 | 3 | 5 | 5 | 11 | 12,5 | 12 | 13 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 34,3 | 41,4 | 35,3 | 37,5 | |
| Nr 9 | l. | <1 | <1 | 2 | 1 | 1 | <1 | 2,5 | 10 | 7,5 | 8 | 9 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 42,9 | 51,3 | 38,7 | 39,2 | |
| T. | Nr 1 | l. | <1 | <1 | <1 | <1 | <1 | — | 1,5 | 6,5 | 6,5 | 4,5 | 7 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 63,8 | 105,3 | 75,9 | 58,8 |
| | Nr 3 | l. | — | — | — | 1 | <1 | 2 | 3 | 6 | 5,5 | 5 | 6,5 |
| | | f. | — | — | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 58,8 | 89,6 | 64,5 | 63,2 |
| | Nr 5 | l. | <1 | 1 | <1 | 1 | <1 | 3 | 1,5 | 7 | 5 | 5 | 4,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 56,6 | 78,2 | 63,8 | 67,4 |
| Nr 6 | l. | <1 | 1,5 | 1,5 | 1 | 1 | 2 | 2 | 5,5 | 5 | 8,5 | 10,5 | |
| | f. | 51 | 0 | 0 | 51,3 | 0 | 0 | 0 | 80 | 113,2 | 72,3 | 75,9 | |
| Nr 7 | l. | <1 | 1,5 | <1 | <1 | 1 | 1,5 | 2 | 6 | 5 | 6 | 9,5 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 70,6 | 0 | 68,2 | 100 | 69 | 74,2 | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 26,2 | | | | | | 2,8 | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 2,2 | | | | | | 2,2 | | | | | |

| Dat. | | Forts. | | | | | | | |
|---|------|--------|------|------|-------|------|------|------|------|
| | | 5/7 | | | 6/7 * | | | | |
| Ewz. | | 1170 | 1325 | 5 | 185 | 1145 | 1315 | 70 | |
| Temp. | | 14,5 | 14,3 | 16,2 | 14,5 | 14,5 | 14,5 | 16,3 | |
| L. | Nr 2 | l. | 11 | 12 | 12 | 12 | 18,5 | 20 | 14,5 |
| | | f. | 42,2 | 40,8 | 43,8 | 40,8 | 49,2 | 48 | 44,8 |
| | Nr 4 | l. | 8,5 | 6 | 8,5 | 10 | 11,5 | 12,5 | 19,5 |
| | | f. | 44,8 | 44,4 | 64,5 | 48,4 | 55 | 56,6 | 61,9 |
| Nr 8 | l. | 11 | 9,5 | 12,5 | 15 | 17,5 | 20 | 19 | |
| | f. | 41,1 | 41,1 | 40,8 | 42 | 44,8 | 45,8 | 54,5 | |
| Nr 9 | l. | 11 | 10 | 13,5 | 19 | 21 | 22,5 | 15 | |
| | f. | 41,7 | 40,8 | 44,1 | 49,2 | 52,2 | 53,6 | 55,6 | |
| T. | Nr 1 | l. | 8 | 7 | 10 | 11 | 12 | 12,5 | — |
| | | f. | 63,2 | 62,5 | 88,2 | 77,9 | 68,2 | 67,4 | — |
| | Nr 3 | l. | 6,5 | 8 | 11,5 | 9,5 | 9,5 | 12,5 | — |
| | | f. | 69,8 | 58,8 | 66,7 | 69,8 | 70,6 | 70,6 | — |
| | Nr 5 | l. | 8,5 | 6 | 13,5 | 13 | 16 | 14,5 | — |
| | | f. | 65,2 | 64,5 | 80 | 69,8 | 74,2 | 75 | — |
| Nr 6 | l. | 11 | 10 | 11 | 14,5 | a | — | — | |
| | f. | 81,1 | 80 | 84,5 | 84,5 | — | — | — | |
| Nr 7 | l. | 8,5 | 8,5 | 11 | 14 | a | — | — | |
| | f. | 62,5 | 62,5 | 75,9 | 72,3 | — | — | — | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 2,2 | | | 1,1 | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 2,1 | | | 3,3 | | | | |

TABELLE II.

Werte der O₂-Eperimentach der »Wasseraustauschde«; Zwischenobservatio- ngeföhrt (s. Text). L. = *drilus*; T. = *Tubifex*; Dat. um; Ewz. = Einwirkungs- a Minuten; Temp. = Tem- r in + °C; l. = Länge des Hinterkörpers in mm.; f. quenz: Anzahl der Wellen (eine Welle = eine ngung von der einen Seite dern); a. = ausgewandert; ruhig; jede fettgedruckte, le Linie bedeutet, dass Wasseranalyse und Wasser- sch erfolgte; betr. * s. S. 55.

serie, die Anlass zur Tab. II gab, die O_2 -Konzentration durch die »Wasseraustauschmethode«. Dabei verfuhr ich in der Weise, dass ich durch ein vollständiges Austauschen des alten Wassers mit neuem die O_2 -Konzentration in dem Experiment wechselte. Dann liess ich die Tiere 24 Stunden in diesem neuen Wasser verweilen um sicher zu sein, dass sie sich an die neuen Verhältnisse gewöhnt hatten, was daraus zu beurteilen war, ob die Reaktionen ziemlich konstant wurden. Deswegen wurden dann und wann Ablesungen gemacht, wonach jedes solches »Partialexperiment« mit einer Analyse auf O_2 und CO_2 abgeschlossen wurde (Abschluss in der Tabelle mit fettgedruckter, vertikaler Linie markiert), nach dem ich kurz vorher eine letzte Ablesung über die Reaktionen der Tiere gemacht hatte.

In dieser Experimentserie dosierte ich O_2 von höheren zu niedrigeren Konzentrationen. Jedoch habe ich in dem letzten Teil der Serie nicht ununterbrochen die O_2 -Konzentration verringert, weil es mir zweckmässig schien, die Versuchstiere in höher O_2 -gesättigtem Wasser, also in einem »Intermedium«, einige Zeit ausruhen zu lassen. Aus dem Grunde ist die Datierung in dem letzten Teil der Tabelle diskontinuierlich (Anfang der Diskontinuität mit * markiert), weil ich die Tiere aus den in dieser Rubrik (d. 6./7.) angegebenen O_2 - und CO_2 -Konzentrationen, die ich gleichzeitig als ein solches Intermedium ansah, gleich in das Partialexperiment mit dem O_2 -freien Wasser (O_2 -Gehalt = 0,06 cm.³ pr. l.) überführte; darauf gab ich die Tiere wieder (d. 7./7.) in ein Intermedium (Wasserleitungswasser; die hierhergehörigen Ablesungen in der Tabelle weggelassen), danach (d. 12./7.) in Wasser von einer O_2 -Konzentration = 0,82 cm.³ pr. l., daraufhin (d. 13./7.) wieder in das Intermedium (Wasserleitungswasser; auch die hierhergehörigen Ablesungen in der Tabelle weggelassen), und schliesslich (d. 14./7.) in Wasser von einer O_2 -Konzentration = 0,23 cm.³ pr. l.

In den drei letzten Partialexperimenten wurde ziemlich oder beinahe vollständig O_2 -freies Wasser zugesetzt. Dies stellte ich dadurch her, dass ich gekochtes Wasserleitungswasser einige Zeit in einer Glasflasche von 10 l. Inhalt in Berührung mit O_2 -absorbierendem Schlamm aufbewahrte. Die O_2 -Zehrung verfolgte ich sorgfältig mit der O_2 -Analyse, um eine Akkumulation von anaeroben Stoffen, nach dem Verschwinden des O_2 , nicht zu weit kommen zu lassen. Diese können also nicht die Ursache der Reaktionen der Tiere sein. Auch die CO_2 -Konzentrationssteigerung hat im ganzen nichts zu bedeuten, wie ich in den CO_2 -Experimenten zeigen werde.

Bei dem Wasseraustausch war grösste Vorsicht erforderlich, damit die Tiere nicht allzugrossen mechanischen Störungen ausgesetzt wurden. Dazu kommt ein Nachteil, dass die O_2 -Zehrung sich immer geltend macht und dass dieser Umstand bei niedrigen O_2 -Konzentrationen mehr bedeutet als bei höheren, weil in dieser Phase der Serien selbst Konzentrationsveränderungen, die nicht mehr als 0,1 cm.³ O_2 pr. l. betragen, einen unglaublich grossen Einfluss auf die Tiere ausüben, während bei höheren O_2 -Konzentrationen Veränderungen von sogar mehreren cm.³ wenig Bedeutung haben. Darum haben die Beobachtungen ohne Wasseranalyse nicht denselben Wert, wie die damit kombinierten. Aber jedenfalls sind diese vor-

herigen »Zwischenobservationen« doch von Bedeutung, insofern als man mit ihrer Hilfe kontrollieren kann, ob Unregelmässigkeiten, die sich in den mit Wasseranalyse kombinierten Beobachtungen zeigen, von zufälliger oder stabiler Natur sind.

Als Versuchstiere habe ich *Limnodrilus* und *Tubifex* benutzt. Bei niedrigen O_2 -Konzentrationen wandern die *Tubifex*-Individuen aus ihren Kulturen aus, weswegen ich in den beiden nächstletzten Partialexperimenten (0,32 resp. 0,23 cm.³ O_2 pr. l.) als Versuchstiere nur die *Limnodrilus*-Individuen benutzte. Die *Tubifex*-Individuen waren ja schon in vorherigen Partialexperimenten (beachte Datierung!) ausgewandert.

Mit Hilfe dieser Tabelle II habe ich eine Tabelle III zusammengestellt, die

TABELLE III.

| Dat. | | ^{28/6} | ^{29/6} | ^{30/6} | ^{1/7} | ^{2/7} | ^{3/7} | ^{4/7} | ^{5/7} | ^{6/7} | ^{13/7} | ^{15/7} | ^{7/7} | |
|--------------------------------|------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|------|
| Ewz. | | 1340 | 1415 | 1357 | 1350 | 1322 | 1370 | 1340 | 1325 | 1315 | 1285 | 1370 | 1395 | |
| Temp. | | 14,9 | 15 | 14,7 | 14,8 | 14,9 | 14,8 | 14,6 | 14,3 | 14,5 | 15,5 | 15,5 | 14,6 | |
| L. | Nr 2 | l. | 1,5 | 4,5 | 5 | 8,5 | 9,5 | 16,5 | 10 | 12 | 20 | 21 | 28,5 | 14,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 39 | 40,8 | 48 | 47,4 | 43,2 | 0 |
| | Nr 4 | l. | < 1 | — | 4 | 5 | 5 | 4 | 6 | 6 | 12,5 | 24 | 30 | 9,5 |
| | | f. | 0 | — | 42 | 42,9 | 53,2 | 43,5 | 45 | 44,4 | 56,6 | 61,2 | 58,8 | 0 |
| | Nr 8 | l. | 3 | 4 | 7 | 8,5 | 12 | 17,5 | 11 | 9,5 | 20 | 22 | 28 | — |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 34,3 | 41,1 | 45,8 | 52,6 | 40,5 | — |
| | Nr 9 | l. | 1 | 3 | 4,5 | 4 | 5 | 6,5 | 10 | 10 | 22,5 | 28 | 40 | 4,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 36,1 | 40,5 | 33 | 42,9 | 40,8 | 53,6 | 44,8 | 43,8 | 0 |
| | M | l. | 1,5 | 3,8 | 5,1 | 6,5 | 7,9 | 11,1 | 9,3 | 9,4 | 18,8 | 23,8 | 31,6 | 9,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 10,5 | 19,8 | 25,9 | 19,1 | 40,3 | 41,8 | 51 | 51,5 | 46,6 | 0 |
| | M' | l. | 1,5 | 3,8 | 4 | 4,5 | 5 | 5,3 | 9,3 | 9,4 | 18,8 | 23,8 | 31,6 | 9,5 |
| | | f. | 0 | 0 | 42 | 39,5 | 46,9 | 38,3 | 40,3 | 41,8 | 51 | 51,5 | 46,6 | 0 |
| T. | Nr 1 | l. | < 1 | 3 | 3 | 3 | 2,5 | 3,5 | 6,5 | 7 | 12,5 | — | — | a |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 55 | 72,3 | 69,8 | 63,8 | 62,5 | 67,4 | — | — | — |
| | Nr 3 | l. | < 1 | 3 | 4 | 6 | 8,5 | 11 | 6 | 8 | 12,5 | — | — | a |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 58,8 | 58,8 | 70,6 | — | — | — |
| | Nr 5 | l. | < 1 | 3 | 3 | 3 | 3,5 | 4 | 7 | 6 | 14,5 | — | — | a |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 45,5 | 65,9 | 66,7 | 56,6 | 64,5 | 75 | — | — | — |
| | Nr 6 | l. | 1 | 2 | 3 | 3 | 3,5 | 4 | 5,5 | 10 | — | — | — | — |
| | | f. | 0 | 45,8 | 60,5 | 71,4 | 85,7 | 84,5 | 80 | 80 | a | — | — | — |
| | Nr 7 | l. | 1 | 3 | 3 | 2,5 | 3,5 | 4 | 6 | 8,5 | — | — | — | — |
| | | f. | 0 | 0 | 60 | 60 | 69 | 72,3 | 68,2 | 62,5 | a | — | — | — |
| | M | l. | 0,7 | 2,8 | 3,2 | 3,5 | 4,3 | 5,3 | 6,2 | 7,9 | 13,2 | — | — | — |
| | | f. | 0 | 9,2 | 24,1 | 46,4 | 58,6 | 58,7 | 65,5 | 65,7 | 71 | — | — | — |
| M' | l. | 0,7 | 2 | 3 | 2,9 | 3,3 | 3,9 | 6,2 | 7,9 | 13,2 | — | — | — | |
| | f. | 0 | 45,8 | 60,3 | 58 | 73,2 | 73,3 | 65,5 | 65,7 | 71 | — | — | — | |
| Cm. ³ O_2 pr. l. | | 26,2 | 14,6 | 10,6 | 6,7 | 4,6 | 3,9 | 2,8 | 2,2 | 1,1 | 0,32 | 0,23 | 0,06 | |
| Cm. ³ CO_2 pr. l. | | 2,2 | 2,2 | 2,3 | 2,3 | 2,6 | 2,5 | 2,2 | 2,1 | 3,3 | 7 | 4,1 | 12,4 | |

Die Werte der in Tab. II (S. 55) behandelten O_2 -Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode«; Zwischenobservationen weggelassen; Bezeichnungen dieselben wie in Tab. II; betr.

M u. M' s. Text (S. 58); Werte, die mit < 1 bezeichnet sind, sind bei den Aufstellungen der Mittelwerte = 0,5 mm. berechnet.

ausschliesslich die mit Wasseranalysen kombinierten Ableesungen umfasst. Auch die Zahlen dieser Tab. III sind nach fallenden O_2 -Konzentrationen geordnet. Wie gewöhnlich habe ich zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* unterschieden, und für die beiden Gattungen für Länge und Frequenz zwei Typen von Mittelwerten berechnet, M und M^1 , über die ich später berichten werde.

Auf Grund der Werte in Tab. III habe ich später eine Anzahl von Kurven (Fig. 7—14) hergestellt, die geeignet sind, die Veränderungen in Länge und Frequenz graphisch zu beleuchten. In diesen Kurven ist ausserdem der Effekt der Rythmik (= die »*Massenverschiebung*«), die im folgenden Kapitel behandelt werden soll, eingezeichnet. Die O_2 -Konzentrationen sind als Abszisse abgesetzt, und auf der Ordinate bezeichnet die Grade rechts die Länge, die mittlere die Frequenz und die Grade links die Massenverschiebung.

Wir machen nun eine nähere Untersuchung des Resultates im O_2 -Experiment und dabei einen Unterschied zwischen *Limnodrilus* und *Tubifex*. Ich verweise dabei auf die ganz schematische Fig. 6 und auf Tab. III und anschliessende Kurven.

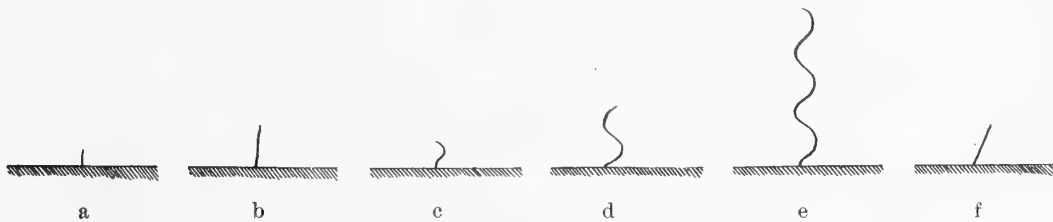


Fig. 6.

Die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2 -Konzentrationen schematisch.

- a. Apnoë; b. Apnoë vor der kompensatorischen Reaktion; c. Eupnoë gleich nach Ablauf der kompensatorischen Reaktion; d. Typische Eupnoë; e. Maximale Dyspnoë; f. Asphyxie.

Die Reaktionen der Limnodrilus-Individuen. Wir können als Hauptresultat der Experimentserie den Beweis ansehen, dass sowohl die *Längenveränderungen wie die Rythmik von respiratorischer Natur sind*. Dies ging auch daraus hervor, dass die Tiere schon während des Ausruhens in den Intermedien und ebenso in den Nachprüfungen immer wieder zu dem normalen Reaktionszustand zurückkehrten, den ich in den Kontrollbeobachtungen der Tiere in Wasserleitungswasser bereits vor Anfang der Serie fand (diese Werte nicht in den Tabellen mitangeführt).

Wir betrachten zuerst die Rythmik und ihre Veränderungen im Verlauf der Serie. Bei höheren O_2 -Konzentrationen ist die Rythmik *ganz unterdrückt* und der Hinterkörper ruhig, ein *Apnoëphänomen*, analog dem, was man sehr oft bei Tieren unter hohen O_2 -Spannungen findet. Dieser Apnoëzustand wird bei niedrigen O_2 -Konzentrationen von der vorherbeschriebenen Rythmik abgelöst, und die Tiere sind nun in *Eupnoë*. Die Grenze zwischen diesen beiden Zuständen liegt bei verschiedenen Individuen in höchst verschiedenen O_2 -Konzentrationen. Während eins von den Experimentstieren schon bei $10,6 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$ Rythmik zeigt, stellt sich diese bei anderen erst bei einem O_2 -Gehalt von cirk. $2,8 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$ ein. Die Rythmik setzt gleich im Anfang auf einmal mit hohen Werten ein. Zwischen apnoischer

Unbeweglichkeit und rythmischer Bewegung existieren keine graduellen Übergänge. Ich habe oftmals den Übergang von Apnoë zur Rythmik beobachtet und ohne Ausnahme konstatieren können, dass die Rythmik sofort mit einer hohen Frequenzziffer anhebt.

In diesem Fall sind die M-Mittelzahlen und M-Mittelkurven irreführend. Wenn man die M-Mittelzahlen in Tab. III prüft, sieht es aus, als hätte man mit sehr niedrigen Initialwerten zu rechnen, die dann allmählich zunehmen. Aber in bezug auf die einzelnen Tiere wird man weder hier, noch irgendwo anders, jemals so niedrige Initialwerte finden, ausser unter besonderen äusseren Bedingungen z. B. niedrige Temperatur, Vergiftungen u. s. w. Dies Missverhältnis der M-Mittelzahlen beruht ganz einfach auf dem vorher erwähnten Umstand, dass die Rythmik bei den einzelnen Tieren bei verschiedener O_2 -Konz. beginnt. Wenn man nun wie

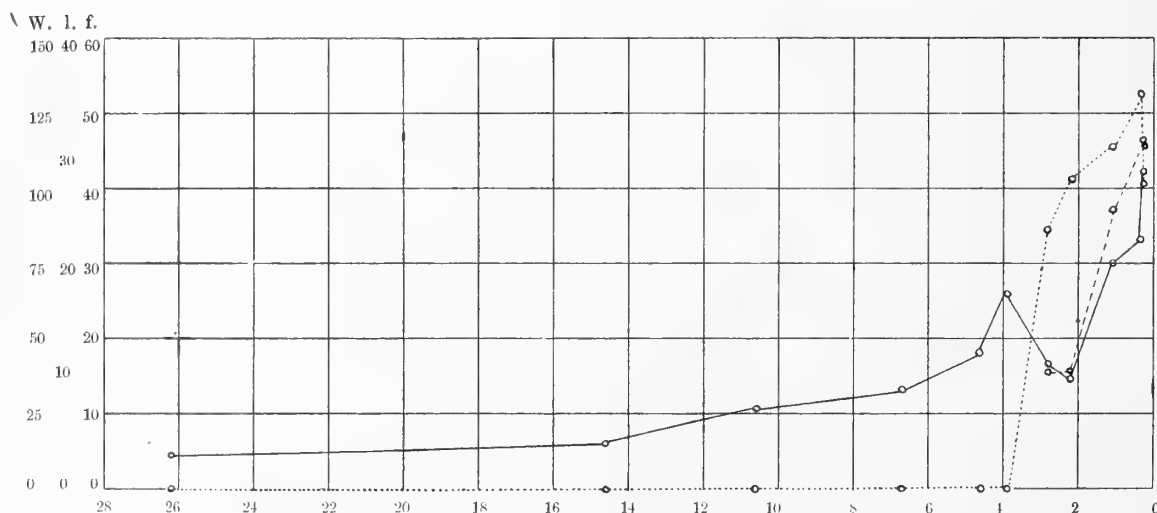


Fig. 7.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 8 auf verschiedene O_2 -Konzentrationen. Abszisse = O_2 -Menge in cm^3 pr. l.; Ordinate = Frequenz (f, deren Berechnung s. Text), Länge des freien Hinterkörpers (l) in mm. und relativer Wert der Wasserströmung (W). Frequenzkurve =; Längenkurve = —————; Wasserströmungskurve = - - - - -.

hier die Frequenzsummen von allen Tieren zusammenrechnet, ohne Rücksicht darauf, ob sie Rythmik oder Apnoë zeigen (im letzteren Fall die Frequenz = 0), so wirft man eigentlich ganz verschiedene, nicht mit einander graduell verbundene Dinge zusammen. Ich habe dies so eingehend behandelt um ganz klarzulegen, dass ich nicht nach willkürlichen und für meine Deduktionen besonders günstigen Prinzipien verfuhr, eher umgekehrt, als ich die genannte Schwierigkeit zu umgehen suchte durch Konstruktion eines neuen Mittelwertes M^1 und einer auf diesem basierten M^1 -Mittelkurve. Bei der Berechnung dieser M^1 -Werte habe ich die Tiere, welche Apnoë zeigen, von denen mit Rythmik geschieden und bei der Berechnung von Rythmik und Länge nur Rücksicht auf diese letzteren genommen. Hierdurch

umgeht man die niedrigen, irrationellen Werte in den M-Mittelzahlen. Es kommt aber eine andre Schwierigkeit hinzu, dadurch dass die Frequenz der einzelnen Tiere etwas verschieden ist, was viele Unregelmässigkeiten in der Kurve zur Folge hat. Wir haben es hier mit einem Nachteil zu tun, welcher aus der »Wasseraustauschmethode« folgt, dadurch dass wir trotz aller Vorsicht mit Diskontinuitäten in den CO_2 -Konzentrationen und vor allem infolge von mechanischen Reizungen zu rechnen haben. Jedoch bedeuten diese Änderungen in der Frequenz an und für sich wenig, wie ich im folgenden Kapitel zeigen werde.

Wenn die Rythmik eingesetzt hat, weist mit sinkender O_2 -Konzentration die Frequenz einen Zuwachs auf, manchmal mit grossen Unregelmässigkeiten, wie bei dem *Limnodrilus*-Individuum Nr. 9 (s. Fig. 8), die jedoch den hauptsächlichsten

W. l. f.

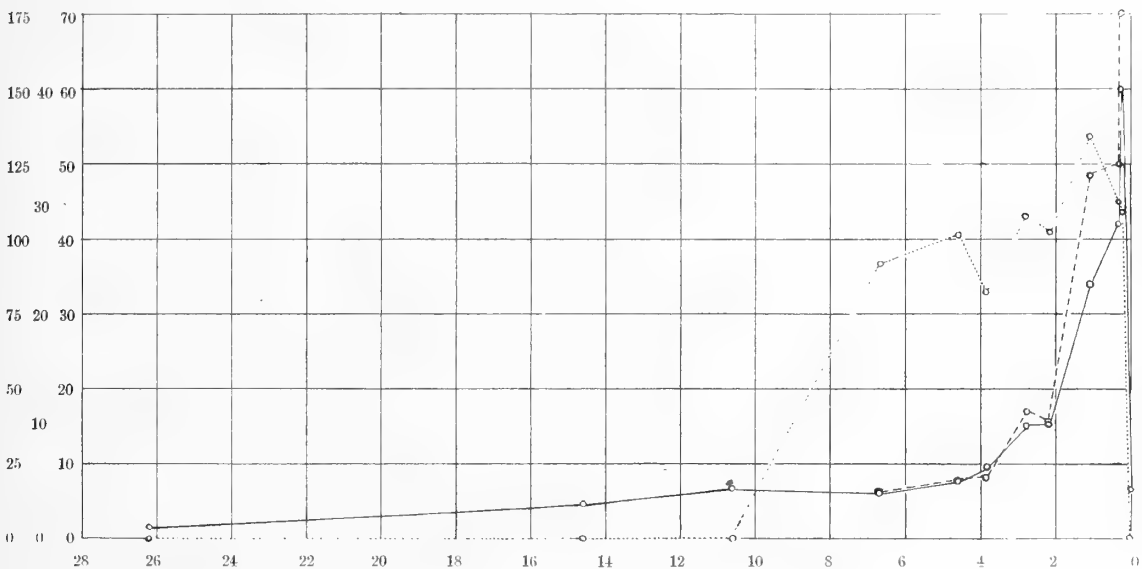


Fig. 8.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 9. auf verschiedene O_2 -Konzentrationen; betr. Figurenerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

Verlauf nicht ändern können. Allmählich erreicht sie ihr Maximum bei einer Konzentration etwa zwischen $\text{O}_{,2}$ und $\text{O}_{,3}$ cm.³ O_2 pr. l. Der Wert dieses *Dyspnoë-maximums* der Rythmik unterscheidet sich nicht in überwiegender Art von der Initialfrequenz der Rythmik. In der Tat ist der Unterschied in der Frequenz zwischen Maximum- und Initialwert sehr gering im Verhältnis zu dem Initialwert als solchem, welcher dagegen hoch ist. Aber wir dürfen nicht annehmen, dass die Rythmik keine respiratorische Bewegung sei, weil sie geringe Veränderlichkeit einer sinkenden O_2 -Konzentration gegenüber zeigt. Gerade der Umstand, dass die Tiere bei höheren O_2 -Konzentration Apnoë zeigen, bei niedrigen dagegen Rythmik, widerlegt ohne weiteres einen solchen Einspruch. Im übrigen nimmt der Effekt

der Rythmik unerhört zu auf Grund kombinierter Ursachen, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden.

Auf das Maximum folgt bei dem Verschwinden des O_2 sehr schnell *ein vollständiges Aufhören der Rythmik* und das Tier tritt in *Asphyxie*. Man kann hier in bezug auf das Eintreten der asphyktischen Unbeweglichkeit (in rythmischer Beziehung) dieselbe Frage stellen, wie bei der Diskussion über den Übergang von Apnoë zu Rythmik, wenn es nicht möglicherweise in diesem Falle Übergänge zwischen den beiden Stadien gäbe und die Frequenz langsam abnähme. Das ist eine sehr komplizierte Frage, die ich bei mehreren Gelegenheiten ausführlich erörtern werde. Soviel kann man jedoch aus dem eben angeführten Experiment ersehen, dass hier bezgl. der hierhergehörigen Kurven, wo wir als Abszisse die O_2 -Konzentration gesetzt haben, nicht die geringste Andeutung einer solchen schrittweise ausgeprägten Re-

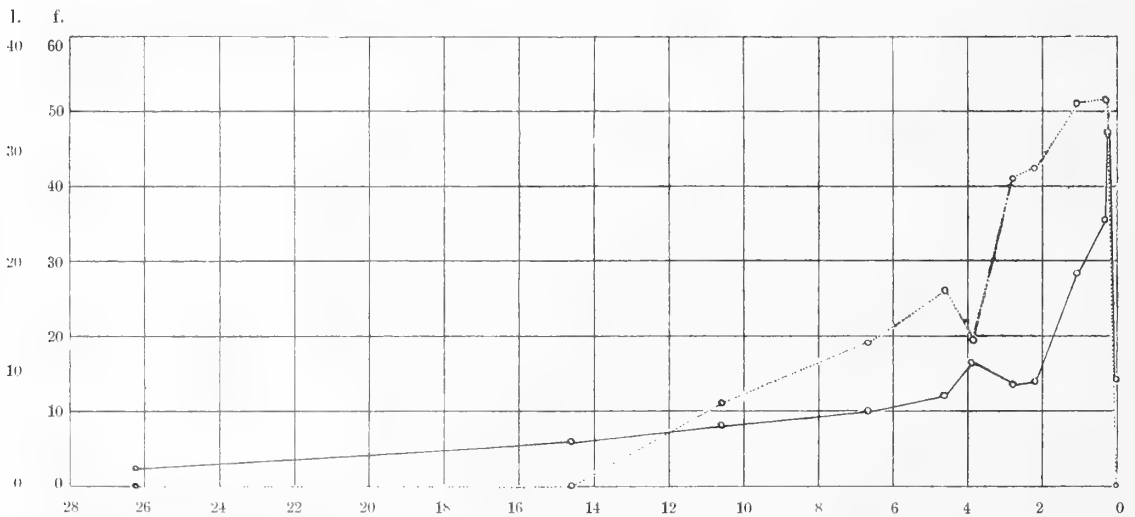


Fig. 9.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2 -Konzentrationen; betr. Figurenerklärung s. Fig. 7 (S. 58).

aktionsveränderung gegenüber den verschiedenen Abstufungen der sinkenden O_2 -Konzentration vorliegt. Zu bemerken ist, dass es von der O_2 -Konzentration nicht-reflektorisch bedingte Adaptionerscheinungen in den Reaktionen der Tiere gibt, die ich jedoch erst in einem andern Zusammenhang (S. 81) behandeln will.

Manchmal zeigt das Tier unter vollständiger Asphyxie Bewegungen, die ich als »probierende« bezeichnet habe. Bei diesen beugt das Tier den Hinterkörper nach den Seiten hin und her. Manchmal, aber sehr selten, besonders während langandauernder Asphyxie zeigen diese Bewegungen einen rythmischen Charakter, wenngleich die Frequenz unerhört gering ist (höchstens 10—20 Schwingungen pr. Minute). Die Bewegungen sind sehr steif, und der ganze freie Teil des Hinterkörpers schwingt gleichzeitig in derselben Welle. Wenn auch schwer zu bestimmen, glaubte ich doch zu sehen, dass die Wellenbewegung bei dieser Form der Rythmik von

vorn nach hinten ging, zum Unterschied von der respiratorischen Rythmik. Diese asphyktischen Bewegungen erinnern eher an die des Röhrenbaus, wenn sie auch bedeutend steifer waren als diese.

Demnach müssen wir von der normalen Rythmik annehmen, dass sie auf Grund ihres Aufhörens bei extrem hohen und niedrigen O_2 -Konzentrationen und auf Grund des allgemeinen Verlaufs ihrer Frequenzkurve, wirklich respiratorischer Natur ist.

Wie erwähnt, ist gleichfalls ein bewiesenes Hauptresultat der Experimentserie, dass auch die Längenveränderungen des freien Hinterkörpers offenbar respiratorische Bedeutung haben. Nach dem, was aus den Mittelkurven und den Kurven, welche die Art und Weise der einzelnen Tiere auf Veränderungen in den O_2 -Konz. zu reagieren dartun, hervorgeht, wird es klar, dass die Längenveränderungen

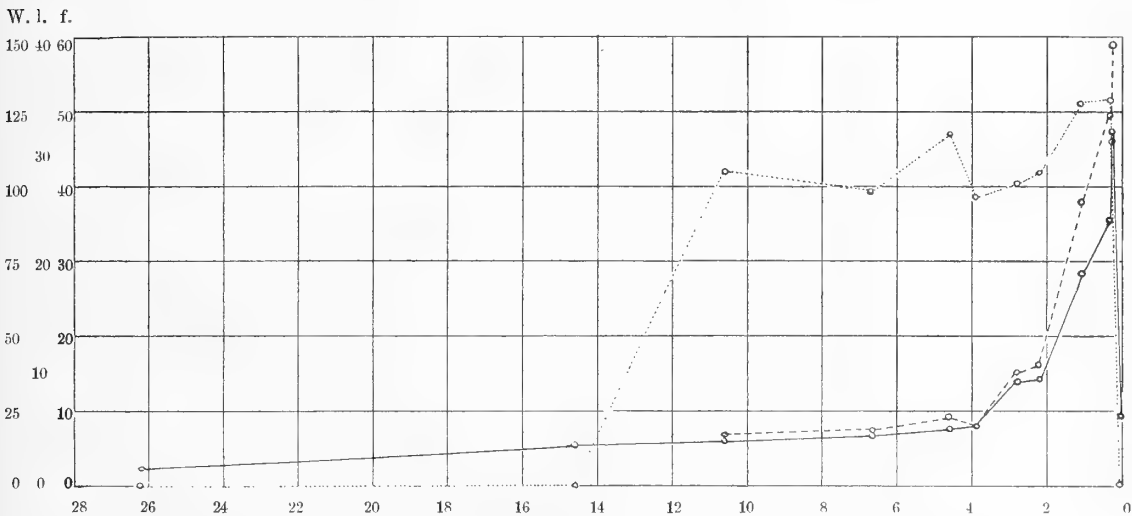


Fig. 10.

Mittelkurve (M^1 -Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene O_2 -Konzentrationen; betr. Figureklärung s. Fig. 7 (S. 58).

äußerst markant von den O_2 -Konzentrationen determiniert sind, und überhaupt das Hauptmoment in der Adaption der Tiere an verschiedene O_2 -Konzentrationen ausmachen. Vor allem gibt es, wie wir bereits gesehen haben, ein bestimmtes Stadium, das Apnoestadium, wo die Längenveränderungen, ohne mit der Rythmik kombiniert zu sein, die alleinigen Reaktionen des Tieres gegenüber Veränderungen im respiratorischen Medium bezeichnen. Aber dass die Längenvariationen auch im rythmischen Zustand das Hauptmoment in der Adaption ausmachen, können wir vor allem aus dem Umstand sehen, dass die betreffende Länge vielfach im Verhältnis zu ihrem Wert bei anfangender Eupnoë (nach Apnoë) zunimmt, was bei der Frequenzsteigerung der Rythmik nicht der Fall ist.

Die Länge ist bei den höchsten O_2 -Konzentrationen gering (bei 26,2 cm³ O_2 pr. l. nur bis zu < 1 mm.) und steigt bei einer betr. der absoluten Menge noch

so grossen Abnahme des O_2 -Gehalts sehr wenig. Bei niedrigeren O_2 -Konzentrationen tritt hierin eine Veränderung ein, und das Tier reagiert auf eine ganz andre Art; denn nun sind die Tiere *sehr hoch* über den Schlamm hinausgestreckt und eine, wenn auch ganz minimale Abnahme im O_2 -Gehalt hat eine sehr grosse Steigerung in der Länge zur Folge. Diese allgemeine Eigenschaft kommt, sowohl in den Kurven für die einzelnen Tiere, als in den Mittelkurven von verschiedenen Typen zu ihren Recht.

Dagegen verschwindet in diesen letzteren ein interessanter kleiner Zug; nämlich die Veränderungen, welchen die Länge unterliegt, wenn sich die Rythmik das erste Mal in Gang setzt, kommen nicht zum Ausdruck. In den Kurven für die einzelnen Tiere gibt sich dieser Umstand dadurch zu erkennen, dass beim Einsetzen der Rythmik die Länge immer ein Sinken zeigt, und dass dieses gegenseitige Verhältnis von Länge und Rythmik desto scharfer hervortritt, je länger die Rythmik verzögert wird. Wir haben es in diesem Fall mit einem *Kompensationsverhältnis* zwischen Länge und Rythmik zu tun.

Gegen Schluss des Eupnoëstadiums, welches von der rythmischen Bewegung gekennzeichnet ist, steigt, wie schon gesagt, die Länge des Hinterkörpers sehr schnell und erreicht schliesslich ein ausserordentlich scharf ausgeprägtes Maximum bei einer Konzentration von etwa $0,23 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$, jedenfalls über $0,06 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$ In Tab. III und den entsprechenden Kurven liegen die Längen- und Frequenzmaxima nicht genau über derselben O_2 -Gehalts-Angabe. Das ist ein Nachteil, der aus dem Zusammenführen der Werte von verschiedenen Partialexperimenten entspringt. In den einzelnen Partialexperimenten können vielleicht Länge und Frequenz etwas verschieden steigen, beruhend auf einer Veränderung in den kompensatorischen Verhältnissen, eine Veränderung, die ihrerseits, wenigstens teilweise, durch Unterschiede in der CO_2 -Konzentration entsteht. Im grossen und ganzen jedoch fallen die beiden Maxima zusammen. Von dem Maximumgipfel sinkt die Hinterkörperlänge bei weiter sinkender O_2 -Spannung auf einmal zu einem Minimum hinunter, genau wie es beim Eintreten der Asphyxie die Frequenz tat. Im allgemeinen findet dieses Sinken von Länge und Frequenz gleichzeitig statt. Aber während die Rythmik bei niedriger O_2 -Spannung ganz aufhört, strecken die Tiere, was *Limnodrilus* anbetrifft, auch bei totalem O_2 -Mangel noch wenigstens einen kleinen Teil des Hinterkörpers empor, und halten ihn wie unter normalen Verhältnissen in vertikaler Lage. Wenn man die Stellung der Tiere näher anschaut, so findet man, dass die Tiere den freien Hinterkörper im Verhältnis zu dem Teil des Körpers, welcher sich in dem unterirdischen Gang befindet, gerade ausgestreckt hatten. Dass die Stellung im allgemeinen vertikal wird, hat seinen Grund darin, dass die Gänge meistens vertikal hinunter in den Schlamm gehen.

Aber das Aussehen des Hinterkörpers von einem asphyktischen Tiere kann jedenfalls nicht mit dem eines apnoischen Tieres verwechselt werden. Bei Apnoë ist die Länge des Hinterkörpers, wenigstens bei höheren O_2 -Konzentrationen, ganz konstant. Bei Asphyxie dagegen wechselt die Länge beträchtlich und der Hinter-

körper kann manchmal weit emporgestreckt sein, wenn auch niemals auch nur annähernd so weit wie bei Dyspnoë, und dann und wann kriecht das Tier ganz in den Schlamm hinunter. Diese grössere asphyktische Lebhaftigkeit gibt sich ein paar Tage zu erkennen, dann nimmt sie mehr und mehr ab bis die meisten Tiere zum Schluss ziemlich ruhig sind. Jedoch werden die Tiere auch bei völligem O_2 -Mangel niemals gelähmt.

Es ist offenbar, dass die Länge des Hinterkörpers irgendwie eine respiratorische Funktion darstellt, aber inwiefern, dazu kommen wir erst in den späteren Kapiteln der Abhandlung.

Die Reaktionen der Tubifex-Individuen. Einen prinzipiellen Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* in bezug auf O_2 -Apnoë, O_2 -Eupnoë, und Eintreten der

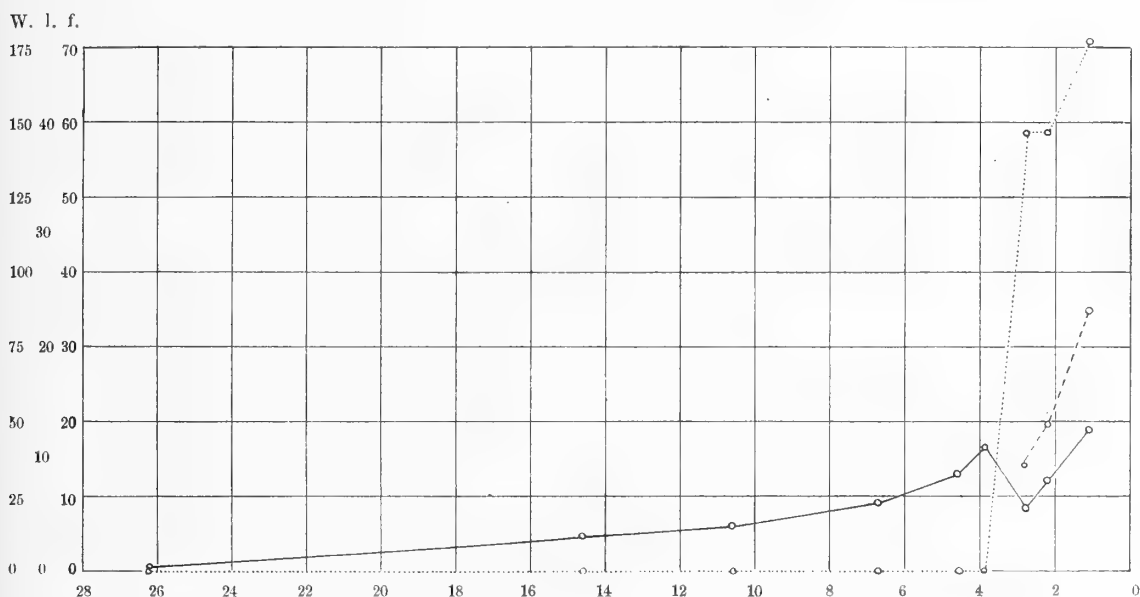


Fig. 11.

Kurve über die Reaktionen des *Tubifex*-Individuums Nr. 3 auf verschiedene O_2 -Konzentrationen; betr. Figureerklärung s. Fig. 7. (S. 58).

Rythmik gibt es nicht. Die Rythmik beginnt zwar etwas früher bei *Tubifex* ($14,6 \text{ cm}^3 O_2$ pr. l.), aber es gibt auch *Tubifex*-Exemplare, bei denen der apnoische Zustand ziemlich lange anhält (noch bei einer O_2 -Konzentration von $3,9 \text{ cm}^3$ pr. l.), während sich bei einigen *Limnodrilus*-Individuen schon ziemlich frühzeitig Rythmik zeigen konnte. Um zu entscheiden, ob hierin ein Unterschied existiert, ist eine bedeutend grössere Zahl der benutzten Experimentstiere notwendig, um Zufälligkeiten zu eliminieren.

Bei näherer Untersuchung der Werte ist jedoch der vorhin erwähnte Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* besonders auffallend, nämlich dass die Frequenz bei *Tubifex* viel grösser ist als bei *Limnodrilus*. Aber auch bei *Tubifex* ist diese höhere Frequenz bei beginnender Rythmik von Anfang an höher. Man

kann deshalb nicht sagen, dass eine gewisse äussere Bedingung, die für *Limnodrilus* z. B. normalen rythmischen Zustand darstellt, für *Tubifex* Dyspnoë bedeuten sollte, sondern die Rythmik der letzteren Gattung ist sozusagen auf eine andere Ebene gestellt, und die höhere Frequenz ist als Artcharakter zu bezeichnen.

Auch bei *Tubifex* steigt mit sinkender O_2 -Konzentration die Frequenz, es zeigt sich aber bald eine Divergenz, insofern als *Tubifex*, wie schon vorher erwähnt, bei einer nicht genau bestimmten niedrigen O_2 -Konzentration (in vorliegender Serie schon bei einer Konzentration von $1,1 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$) zum Unterschied von *Limnodrilus* höchst unruhig wird, wobei die Individuen aus ihren Kulturröhren herauskriechen. Im Aufbewahrungsgefäss, wo sie nicht in einzelnen Kulturen isoliert waren, be-

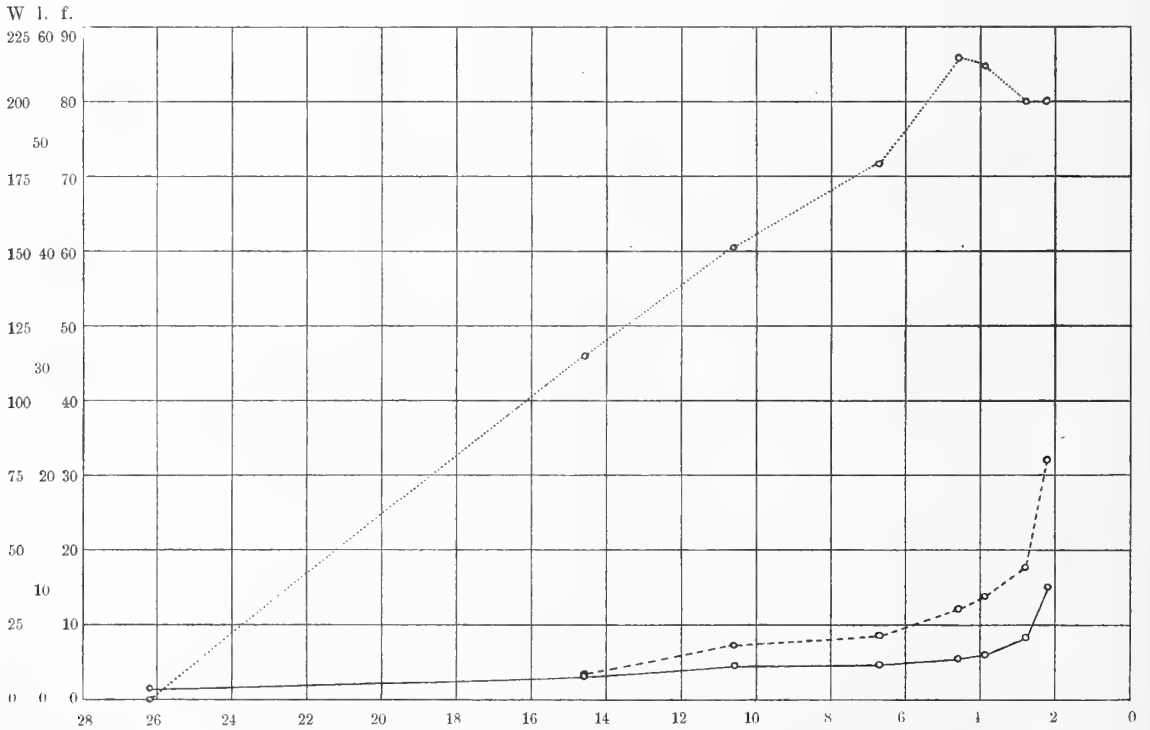


Fig. 12.

Kurve über die Reaktionen des *Tubifex*-Individuums Nr. 6 auf verschiedene O_2 -Konzentrationen; betr. Figurklärung s. Fig. 7 (S. 58).

wegen sie sich, wenn die O_2 -Verhältnisse schlecht wurden, dabei unaufhörlich frei auf der Schlammoberfläche, eine Reaktion, die ich die »*dyspnoisch-asphyktische Auswanderung*» genannt habe. Bei Zufuhr von selbst sehr geringen O_2 -Quantitäten hört diese sogleich auf, und die Tiere orientieren sich wieder normal.

Übrigens waren die Längenreaktionen bei *Tubifex* gleich denen bei *Limnodrilus* gestaltet bis zum vorher beschriebenen dyspnoischen und asphyktischen Stadium.

Nachdem ich das Aussehen der Tiere der beiden Gattungen während der verschiedenen O_2 -Tensionen so ausführlich beschrieben habe, werde ich wieder-

geben, was man vorher über dieses und ähnliche Phänomene geschrieben hat. Zuerst das, was WAGNER (1906), der wie erwähnt mit *Tubifex* gearbeitet hat, anführt: »Wenn man den regelmässigen Wasserwechsel einige Zeit aussetzt und dadurch die normale Atmung beeinträchtigt, so ist die Reaktion des Wurms darauf meist folgendermaassen gestaltet. Zunächst werden, wie es scheint, ziemlich allgemein die Bewegungen beschleunigt, bald aber erlahmen sie zusehends, und nun sucht das Tier bessere Atmungsbedingungen dadurch zu erlangen, dass es seinen langgestreckten Körper immer weiter aus dem Schlamm hervorzieht, um schliesslich, wenn die Ungunst der äussern Verhältnisse andauert, ganz aus dem Mulm herauszukriechen und lang ausgestreckt frei im Wasser sich umherzubewegen,« — (S. 306). Wie man sieht, ist das Angeführte in vielen Beziehungen ganz richtig, wenn man

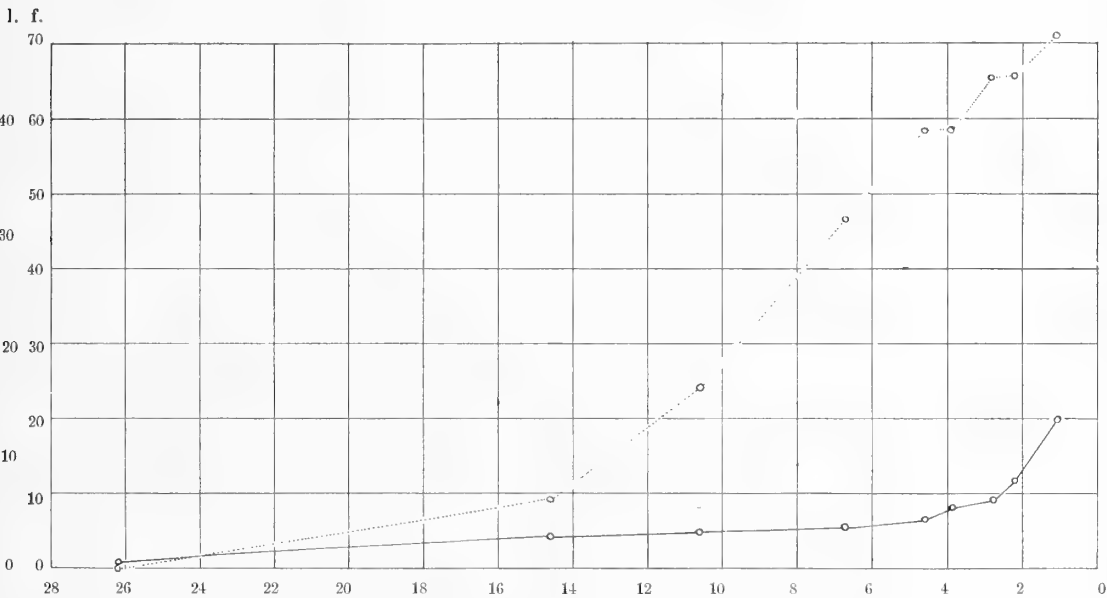


Fig. 13.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Tubifex*-Individuen auf verschiedene O₂-Konzentrationen; betr. Figureklärung s. Fig. 7 (S. 58).

die Veränderungen der Länge und der Rythmik jede für sich betrachtet. Dagegen aber ist WAGNER's Ansicht falsch, wenn er annimmt, dass eine Succession zwischen den beiden Erscheinungen vorhanden sein soll, welche nachdem, was meine Tabellen und Kurven demonstrieren, doch ganz parallel verlaufen. Des weiteren bekommt man aus dem, was WAGNER anzuführen hat, die Vorstellung, dass die zunehmende Länge des Hinterkörpers¹ und die darauf folgende Reaktion, die ich mit Beziehung auf *Tubifex* die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung« nannte, Phänomene sind, welche sich nicht grundwesentlich unterscheiden. Das ist jedoch absolut

¹ Jedoch geht nicht einmal dieses Verhältnis ganz klar hervor, wieweit er wirklich konstatiert hat, dass es der Hinterkörper war, der an Länge zunahm. Es ist nur wahrscheinlich, dass es sich auf den Hinterkörper — nicht Vorderkörper — in der oben angeführten Äusserung bezieht.

der Fall; denn im Anfang ist es der Hinterkörper, welcher den direkt reagierenden Teil des Tieres bildet, weshalb wir es hier mit einer rückwärts gerichteten Bewegung zu tun haben, während später eine vorwärts schreitende Bewegung einsetzt, mit dem Resultat, dass das Tier aus dem Schlamm herauskriecht. Das Verhältnis zwischen diesen beiden Reaktionen ist keineswegs einfach, sondern im Gegenteil ein äusserst kompliziertes. Während die Reaktion des Hinterkörpers sowohl ökologisch wie physiologisch in unmittelbarer Beziehung zu der Respiration steht, ist die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung« diesbezüglich eine mehr mittelbare Reaktion.

Weiterhin sagt WAGNER betreffs der Rythmik etwas, was berichtigt werden muss. Er sagt nämlich dass »Zeiten der Bewegung mit Zeiten der Ruhe abwech-

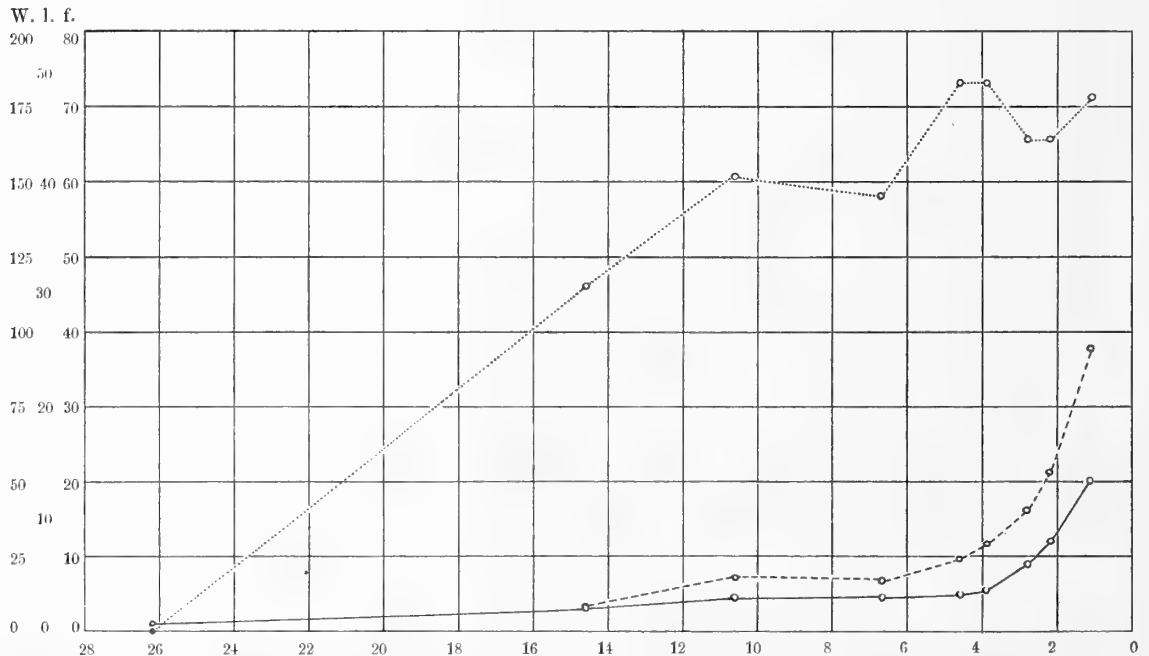


Fig. 14.

Mittelkurve (M¹-Typus) über die Reaktionen der *Tubifex*-Individuen auf verschiedene O₂-Konzentrationen; betr. Figurenerklärung s. Fig. 7. (S. 58).

seln». Dies ist ganz unrichtig; denn Apnoë (es handelt sich wahrscheinlich um etwas derartiges) und Eupnoë mit Rythmik sind ganz konstante Zustände. Bloss in dem Grenzgebiet der beiden Zustände kommen gewisse Schwankungen vor. Wahrscheinlich ist er zu dem oben citierten Schlusssatz gekommen, weil die einzelnen Tiere hierbei keine grössere Parallelität zeigen betreffs des durch Veränderungen in den O₂-Konzentrationen bedingten Übergangs von dem einen Zustand in den andern. Er hat mit einer grossen Anzahl nicht isolierter Individuen in demselben Experiment gearbeitet, dabei die Individuen verwechselt, und ist so zu der genannten Auffassung gekommen.

Der Effekt der Rythmik.

Natürlich muss es sehr interessieren, den Effekt dieser Rythmik bei den *Tubificiden* kennen zu lernen, welche das Hauptstudienobjekt dieser Untersuchung bilden. Ich habe auch eine Reihe von Schätzungen über den relativen Wert des Effektes gemacht, welchen die Rythmik der Tiere unter verschiedenen Umständen hervorzurufen vermag. Man sollte vielleicht denken, dass solche Berechnungen, welche ein so sensibles Tier wie *Tubifex* oder *Limnodrilus* betreffen, gelinde gesagt, gewagt sind. Doch werde ich Gelegenheit haben zu zeigen, dass das nicht der Fall ist. Was die absoluten Werte dagegen betrifft, so sind sie äusserst schwer oder einfach unmöglich zu erreichen.

Um eine Berechnung von dem Effekt der Rythmik machen zu können, müssen wir natürlich in erster Linie dessen qualitative Eigenschaften kennen lernen. Diese habe ich auch untersucht und werde nun über eine Reihe von Experimenten berichten, welche diese Seite der Sache beleuchten. In der Kuvette A (Fig. 15), welche zur Hälfte mit Schlamm gefüllt war, der eine grosse Anzahl von *Tubifex* und *Limnodrilus* enthielt, wurde durch Schütteln der feinere Schlamm aufgewirbelt. Die Kuvette wurde dann auf der einen Längsseite so, wie nebenstehende Figur angibt, in einem grösseren mit Wasser gefüllten Aquarium B aufgestellt und einige Zeit mit einer Glasscheibe verschlossen. Nachdem sich die gröberen Partikel sedimentiert hatten, und die Tiere wieder zur Schlammoberfläche heraufgekommen waren, nahm ich den Deckel, welcher die Öffnung verschloss, ab. Um zu verhindern, dass der Schlamm, welcher nun ein Lager an der Langseite der Kuvette bildete, aus dieser herausglitt, war die Mündung zur unteren Hälfte durch eine Korkplatte D zugeschlossen, deren obere Kante eine niedrige Schwelle über dem Schlamm lager bildete. Nach dem Schütteln bildete das Wasser in der Kuvette eine weisse Suspension. Um diese teilweise zu beseitigen setzte ich in die Öffnung der Kuvette einen Heber E ein, während gleichzeitig das abgelaufene Wasser durch neues aus dem Wasserkrannen C ersetzt wurde.

Ich führte die abzapfende Mündung des Hebers der Schlammoberfläche nicht zu nahe. Dadurch wurde diese letztere mit einer an der Mündung sehr dünnen, dagegen innen cirk. 2 cm. dicken, aufwärts scharf abgegrenzten, weisslich trüben Schlammsuspensionsschicht bedeckt. Die Tiere reichten mit dem Hinterkörper oberhalb der Schlammoberfläche ungefähr 5 mm. hinaus und mehrere hatten eine

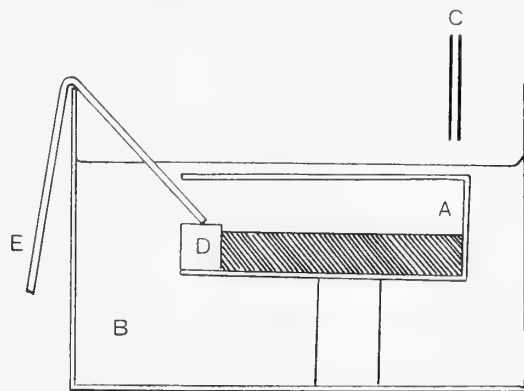


Fig. 15.

Figurerklärung im Text.

ziemlich lebhaftes Rythmik. Jetzt trat um jeden einzelnen Hinterkörper sehr gut ausgeprägt eine Zone klares Wasser, welche bis hinunter zu der sedimentierten Schlammschicht reichte, deren dunkle Farbe hier durchschien. In der Suspensionschicht bildeten sich kraterförmige Gruben, welche diese vollständig perforierten, auch wenn die Suspensionschicht ein gutes Stück über den Hinterkörper hinaufreichte. Dies Experiment zeigte demnach, dass durch die Rythmik der Tiere Wasser aus höher gelegenen Wasserschichten hinunter gepumpt wird (Fig. 16), gerade im Gegensatz zu der Meinung von J. SCHNEIDER (1904, S. 172), der glaubt, dass die Rythmik den Zweck hat, eine Wasserströmung von der Schlammoberfläche her nach oben zu vermitteln.

Anlässlich dieses Experiments will ich die Vorteile der Schlamm suspension betonen. Vor allem benutzt man das natürliche Medium des Tieres und riskiert dadurch nicht, fremde Stoffe einzuführen, denen gegenüber das Tier oft eine sehr geringe Resistenz zeigt. Ein Vorteil ist es, wenn der benutzte Schlamm, wie oben,

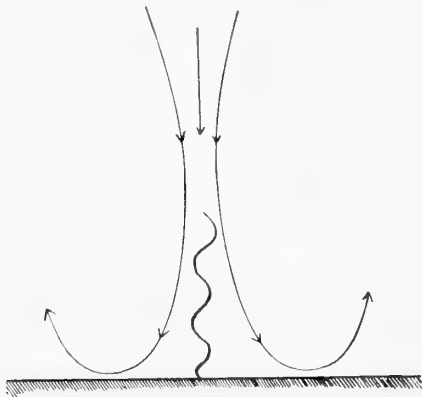


Fig. 16.

Die Wasserströmung bei der undulierenden Rythmik der *Tubificiden*, schematisch.

lehmhaltig ist, weil sich dabei die Strudelfiguren in der milchweissen Suspension sehr scharf gegen den Schlamm abheben, der sich sedimentiert hat und dabei immer eine dunkle Farbe annimmt. Einen solchen Vorteil bietet weder Tusche noch Ultramarin. Auch sind kaum Karminsuspensionen, die ich oft versucht habe, zu empfehlen, weil einerseits der Farbenunterschied nicht besonders scharf, andererseits die Suspension viel zu leicht ist, um eine scharf markierte Schicht zu bilden. Auch den Apparat fand ich rein empirisch den denkbar besten. Ich konnte je nach Belieben in und aus dem Gefäss Wasser laufen lassen, ohne ein Aufwirbeln der Schicht in der Kuvette zu riskieren.

In diesem Zusammenhang ist ein Umstand zu behandeln, der in nahem Zusammenhang mit dem Effekt der Rythmik steht. Zwischen den verschiedenen Individuen in einer *Tubificiden*-Kolonie existiert nämlich ein gewisses Zusammenarbeiten, das von grosser ökologischer Bedeutung sein muss, wenn auch das einzelne Tier sich nicht direkt in das Ganze einordnet, sondern seine Individualität behält. Dieses Zusammenarbeiten, dessen Vorhandensein WAGNER (l. c.) aus sehr unklaren Gründen verneint, kommt z. B. bei folgender Anordnung zum Vorschein (Fig. 17). Ein Messzylinder mit Tülle wurde mit Schlamm bis auf ungefähr 4—5 cm. zum oberen Rand gefüllt. Im Schlamm befanden sich eine grosse Anzahl Tiere, *Tubifex* und *Limnodrilus*. Das Messglas wurde in einen grösseren Zylinder B gesetzt, der bis zu einer gewissen Höhe über dem oberen Rand des Messzylinders mit Wasser gefüllt wurde. Gleich nach der Anordnung des Experimentes war das Wasser eine Weile trübe. Als die Tiere eine normale Orientierung erhalten und die Rythmik

eingesetzt hatte, war es leicht zu sehen, wie von der Tülle des Messzylinders in das äussere Gefäss ein Strom von trübem Wasser sank, während das Wasser im Messzylinder allmählich klarer wurde, und die Trübheit schliesslich ganz verschwand. Auch unter diesen Bedingungen war es möglich, die Zonenbildung um die Tiere herum zu beobachten. Auf diese Weise brachten die Tiere hier gemeinsam einen Wasserlauf zustande¹, der von der oberen Schicht hinunter in das Messglas zur Schlammoberfläche ging und darauf wieder hinauf nach den Seiten und aus der Tülle in das äussere Gefäss hinuntersank.

Ein grösseres Verständnis für den Effekt der Hinterkörperbewegungen der *Tubificiden* können wir erst bei einer mathematischen Behandlung der Sache gewinnen und wir müssen uns klar werden, mit welchen Grössen wir es zu tun haben. Diese Grössen sind folgende:

- 1) Die »Massenverschiebung« und die Richtung derselben;
- 2) Die Amplituden;
- 3) Die Länge des schwingenden Körpers;
- 4) Die Frequenz.

Wir werden versuchen, diese Grössen und ihr Verhältnis zu einander zu berechnen.

1) Die »Massenverschiebung« und die Richtung derselben.

Eine Bewegung hat natürlich eine grössere oder kleinere Massenverschiebung² zur Folge. Aber diese kann sich auf verschiedene Weise äussern. Entweder bewegt sich der in Bewegung befindliche Mechanismus selbst fort, oder seine Tätigkeit hat Bewegungen in dem umgebenden Medium zur Folge. Wir können uns als einfaches Beispiel den Bewegungsmechanismus eines Fisches vorstellen. Wenn dieser sich frei rühren kann, bewegt er sich durch seinen Bewegungsapparat fort. Wir können uns aber leicht den Fall denken, dass ein Fisch, der mit seinem vorderen Ende an einem Gegenstand fixiert ist, doch die ihm sonst eigenen rythmischen Bewegungen ausführt. Statt eines Vorwärtsschwimmens müssen wir als Massenverschiebung einen Wasserstrom von vorn nach hinten, also eine Massenverschiebung in entgegengesetzter Richtung, erwarten. Wir haben hier als Beispiel die Schwimmbewegungen der Fische gewählt. Diese Tiere bewegen sich mit dem Kopf voran, weshalb der equivalente Wasserstrom von vorn nach hinten gehen muss. Dabei gehen auch die

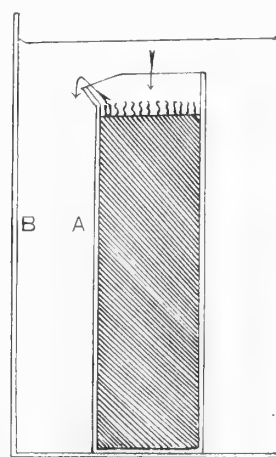


Fig. 17.

Figurerklärung im Text.

¹ In diesem Zusammenhang ist zu bemerken, wie die *Daphniden*, da, wo sie zahlreich vorkommen, sich in grossen Schwärmen sammeln, wobei diese das Wasser in eine kräftige Wirbelbewegung versetzen. Augenscheinlich haben wir es hier mit einem summierten Effekt der Prestationen der einzelnen Tiere zu tun.

² Mit diesem Ausdruck beabsichtige ich nicht einen physikalischen Terminus zu schaffen, sondern nur eine umfangreichere Benennung für den in diesem Fall zur Berechnung vorgelegten Gegenstand.

Wellenbewegungen in Übereinstimmung mit dem, was man zu erwarten hat, von vorn nach hinten. Aber wir können uns auch denken, dass sich ein Tier rückwärts bewegt: dann müssen die Wellenbewegungen von hinten nach vorn verlaufen. Und wenn wir uns dieses Tier statt dessen an einem Gegenstand befestigt denken, dann muss der equivalente Wasserstrom, welcher in entgegengesetzter Richtung gehen muss, von hinten nach vorn gehen. Bei Behandlung der folgenden Einheiten müssen wir uns vorstellen, dass das Tier mit dem Kopf befestigt ist, und die Wellenbewegung, wie bei den *Tubificiden*, von hinten nach vorn geht. Hier ist daran zu erinnern, dass die Strudelfiguren im Querschnitt ellipsen- bis kreisförmig sind, dagegen nicht schlitzenförmig. Dies Verhältnis ist leicht zu verstehen; denn durch die Friktion der in Bewegung gesetzten Wasserpartikel müssen sich auch die in der nächsten Nähe liegenden Teile mitbewegen. In der Achse des Strudels ist die Schnelligkeit und damit auch die in allen, also auch in den transversalen Richtungen bewegendende Kraft am grössten.

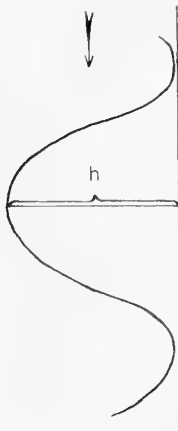


Fig. 18.

Figurerklärung
im Text.

2) *Die Amplituden.* Dass eine Wasserströmung zu Stande kommt verursacht die Wellen des schwingenden Körpers. Die in eine fortschreitende Welle versetzte Körperoberfläche wirkt aber nicht direkt als solche, aus dem Grunde, weil ihre Ebene nicht winkelrecht, sondern schräg zu der Bewegungsrichtung liegt. Als wirksame Ebene haben wir mit einer Fläche zu rechnen von derselben Breite, wie die des schwingende Körpers und mit einer Länge, welche gleich der Amplitude ist ($= h$, Fig. 18). Hieraus folgt, dass die Wasserströmung nur halb so gross wird, wenn die Amplitude nur halb so gross ist, wenigstens annähernd. Jedoch spielt die Amplitude in diesen Berechnungen keine Rolle, weil ich mit dieser als einem konstanten Wert rechne; denn ich habe keine erheblichen Unterschiede gefunden, weder betreffs der verschiedenen schwingenden Teile bei demselben Tier, noch bei den verschiedenen rythmischen Zuständen.

3) *Die Länge des schwingenden Körpers.* Es ist ziemlich selbstverständlich, dass, je grösser die arbeitende Fläche ist, desto grösser der Effekt. Um diese zu berechnen, müssen wir uns daran erinnern, dass die Bewegung fortschreitend ist. Darum muss jeder Teil des in rythmische Wellenbewegung versetzten Körpers zu seiner Zeit zu dem Effekt beitragen. Jede Welle wirkt entlang dem schwingenden Körper, und wenn der Körper doppelt so lang ist, wirkt also die Welle auf eine doppelt so lange Ausdehnung, und jede Welle verursacht demnach einen doppelt so grossen Effekt. Wir erhalten also als Resultat, dass die Wasserströmung direkt proportional zur Länge des schwingenden Hinterkörpers ist. Wir können in der Tat die Länge als direkt proportional zu der wirksamen Oberfläche annehmen, da der Körper in bezug auf die *Tubificiden* gleichmässig dünn und die Breite der wirksamen Oberfläche infolgedessen von konstantem Werte ist.

4) *Die Frequenz.* Was die Frequenz anbetrifft, so gibt sie die Anzahl Wellen-

bewegungen an, welche pro Zeiteinheit den schwingenden Körper durchlaufen. Es ist klar, dass z. B. zwei Wellen pro Zeiteinheit eine doppelt so grosse Wasserströmung bewirken müssen wie eine; also die Wasserströmung ist der Frequenz direkt proportional.

Wir können jetzt eine wenigstens approximativ richtige Formel für den Effekt der Rythmik, wie er sich in der Wasserströmung illustriert, aufstellen. Wir bezeichnen den Effekt der Rythmik mit RE , die Länge mit l und die Frequenz mit f . Dann ist

$$RE = k \cdot l \cdot f$$

wo k eine Konstante bedeutet; d. h. der Effekt der Rythmik ist direkt proportional dem Produkt aus Länge mal Frequenz.

TABELLE IV.

| Dat. | ²⁸ / ₆ | ²⁹ / ₆ | ³⁰ / ₆ | ¹ / ₇ | ² / ₇ | ³ / ₇ | ⁴ / ₇ | ⁵ / ₇ | ⁶ / ₇ | ¹³ / ₇ | ¹⁵ / ₇ | ⁷ / ₇ |
|---|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
| Ewz. | 1340 | 1415 | 1357 | 1350 | 1322 | 1370 | 1340 | 1325 | 1315 | 1285 | 1370 | 1395 |
| Temp. | 14,9 | 15 | 14,7 | 14,8 | 14,9 | 14,8 | 14,6 | 14,3 | 14,5 | 15,5 | 15,5 | 14,6 |
| I. { | Nr 2 | — | — | — | — | — | 39 | 49 | 96 | 100 | 123 | — |
| | Nr 4 | — | — | 17 | 21 | 27 | 17 | 27 | 71 | 147 | 176 | — |
| | Nr 8 | — | — | — | — | — | — | 38 | 39 | 92 | 116 | — |
| | Nr 9 | — | — | — | 14 | 20 | 21 | 43 | 41 | 121 | 125 | — |
| | M | — | — | 17 | 18 | 23 | 19 | 37 | 39 | 95 | 122 | 147 |
| | II. { | Nr 1 | — | — | — | 17 | 18 | 24 | 41 | 44 | 84 | — |
| Nr 3 | | — | — | — | — | — | — | 35 | 47 | 88 | — | — |
| Nr 5 | | — | — | — | 14 | 23 | 27 | 40 | 39 | 109 | — | — |
| Nr 6 | | — | 9 | 18 | 21 | 30 | 34 | 44 | 80 | — | — | — |
| Nr 7 | | — | — | 18 | 15 | 24 | 29 | 41 | 53 | — | — | — |
| M | | — | 9 | 18 | 17 | 24 | 29 | 40 | 53 | 94 | — | — |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | 26,2 | 14,6 | 10,6 | 6,7 | 4,6 | 3,9 | 2,8 | 2,2 | 1,1 | 0,32 | 0,23 | 0,06 |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 2,2 | 2,2 | 2,3 | 2,3 | 2,6 | 2,5 | 2,2 | 2,1 | 3,3 | 7 | 4,1 | 12,4 |

Die Werte der »Wasserströmung« (nach dem Formel: $RE = k \cdot l \cdot f$). Um die Werte übersichtlicher zu machen, sind sie durch 10 dividiert. Bezeichnungen wie in Tab. II (S. 55).

In Tab. IV habe ich mit Hilfe der oben deduzierten Formel den Wasserstrom unter verschiedenen Verhältnissen ausgerechnet, teils für jedes einzelne Tier, und teils in Form von Durchschnittszahlen. Es stösst auf keine Schwierigkeit, nach dem, was die tabellarisch geordneten Werte angeben, zu sehen, dass die Wasser-

strömung bei sinkenden O_2 -Konzentrationen zunimmt. Das geht noch deutlicher aus den Kurven über dieselbe Sache hervor (s. Kurven über die respiratorischen Reaktionen in der referierten O_2 -Experimentserie. Fig. 7—14). Wie man aus den Kurven sieht, üben die Variationen in der Rythmik keine grösseren Veränderungen auf die allgemeine Form der Kurve über den Wasserstrom aus. Offenbar werden diese Veränderungen durch Variationen in der Länge kompensiert. Die Wasserstromkurve geht im grossen und ganzen parallel zu der Kurve für die Längenveränderungen, und zeigt gleich dieser einen stark gebogenen Verlauf. Die Sache ist also die, dass die Adaption der Rythmik an und für sich gegenüber veränderten äusseren Verhältnissen wenigstens nicht allzuviel zu sagen hat, sondern hier sind vielmehr die Längenveränderungen von Bedeutung. Dass die Längenveränderungen als solche in der Tat schon irgendwelche unmittelbare Bedeutung haben müssen, geht auch vollends klar aus dem Umstand hervor, dass die Länge auch während des apnoischen Zustandes bei einer sinkenden O_2 -Spannung Veränderungen unterworfen ist, die in bestimmter Richtung verlaufen. Diese können jedoch keinen grösseren Umfang annehmen, weil bei niedriger O_2 -Spannung unabänderlich die Rythmik einsetzt.

Wir berührten schon bei der Behandlung der Kurven über die Veränderungen in Länge und Frequenz, dass das Apnoëstadium und das Eupnoëstadium diskontinuierlich von einander geschieden sind. Vom bewegungsmechanischen Gesichtspunkt aus sind die beiden Zustände darin verschieden, dass bei der Rythmik ein abwärtslaufender Wasserstrom entsteht, welcher in der Apnoë gänzlich fehlt, oder wenigstens nicht von dem bisher behandelten rythmischen Mechanismus hervorgehoben wird. Aus dem, was jetzt und teilweise vorher in anderem Zusammenhang (S. 58) geäussert wurde, geht deutlich hervor, dass es ganz falsch gewesen wäre den Durchschnittswert für den Wasserstrom nach dem M-Typ zu berechnen, weshalb ich in den M-Kurven für Länge und Frequenz auch keine solchen Werte eingezeichnet habe. Dagegen ist der M'-Durchschnittswert der Wasserströmung ($= M'$ -Mittellänge \cdot M'-Mittelfrequenz) berechnet und in die M'-Durchschnittskurven eingesetzt.

Wir haben also einen eigentümlich komplizierten respiratorischen Mechanismus vor uns. Betr. des Eupnoëstadiums enthält dieser 1) Rythmik, welche jedoch kombiniert werden muss mit 2) den Längenveränderungen, um von Bedeutung zu sein. Die Bedeutung der Rythmik kann nicht direkt auf der Frequenzkurve, sondern muss auf der Kurve über den erzeugten Wasserstrom abgelesen werden. An und für sich spielt die Rythmik die Rolle eines konstanten Wertes. Die Kurve der Wasserströmung ist gleich der Längenkurve stark gebogen und beinahe asymptotisch. Diesen Umstand will ich als das Hauptresultat der Berechnung bezeichnen.

Man könnte einwenden, dass diese Berechnungen mit einer zu geringen Anzahl von Tieren und Experimenten operieren. Dagegen kann ich jedoch angeben, dass diese eben referierten Experimentresultate ganz typisch sind. Ich habe nämlich diese Experimente oftmals wiederholt, immer mit ein und demselben Ergebnis, wenn

auch die hier referierte Serie die vollständigste ist. Wir werden immer wieder auf diesen Typus von respiratorischen Kurven stossen und zur vollen Überzeugung über ihre Richtigkeit kommen. Und dass die Berechnungen richtig sind, dafür spricht auch der ziemlich regelmässige Verlauf der graphischen Darstellungen.

Was andere *Anneliden* betrifft, so gibt es über die bei der Respiration aktiven Mechanismen nur sehr unsichere Angaben. BOHN (1904, 1906) hat respiratorische Bewegungen bei vielen *Polychaeten* beobachtet und auch die *Hirudineen* einer Untersuchung unterworfen. *Eulalia* zeigt in dorsoventraler Ebene verlaufende »mouvements d'ondulation, sinusoidaux«, die eine respiratorische Funktion haben (1906, S. 63). Die *Nereiden* haben gleichfalls solche Bewegungen, welche in der Sagittalebene verlaufen. (1906, S. 79) »La fréquence et l'intensité varient avec l'habitat et le degré de pureté de l'eau; je leur attribue un rôle respiratoire«. Eine Nereide, *Praxithea irrorata*, welche Röhren baut, macht »un courant d'eau très appréciable dans la tube, d'avant en arrière« (l. c., S. 85). So weit mir bekannt ist, sind diese Bewegungen im allgemeinen mit denen der *Tubificiden* zu vergleichen. Dagegen tritt bei *Arenicola* ein ganz anderer Typus auf (l. c., S. 113) »Des ondes respiratoires progressent à l'intérieur même de la paroi du corps et se traduisent extérieurement par une sorte de bourrelet annulaire; elles se propagent surtout le long de la région branchiale dans un sens ou dans l'autre«. Denselben Typus von pumpenden Bewegungen hat er bei *Pectinaria*, *Terebelliden*, *Sabelliden* u. s. w. gefunden. Er nimmt an, dass diese letztere Art von respiratorischen Bewegungen in keinem direkten Zusammenhang steht mit dem Umstand, dass diese Würmer spezifische Röhrenbauer sind, weil solche in beiden Gruppen repräsentiert sind. Das gemeinsame für die beiden Gruppen ist, dass ihre respiratorischen Bewegungen einen Wasserstrom erzeugen, welcher durch die Röhren und Gänge, in den sie leben, zirkuliert. Bei den *Tubificiden* ist dieses nicht der Fall, da sie in einer dichtausschliessenden Röhre leben. Der Wasseraustausch hat hier einen ganz anderen Verlauf. Interessant wäre es, diese Sache bei *Capitella* kennen zu lernen; wahrscheinlich bildet dieser Wurm eine direkte Copie der *Tubificiden*. Meiner Ansicht nach haben wir die *Tubificiden* und möglicherweise auch *Capitella* als Repräsentanten eines dritten Typus anzusehen, welchen ich weiter unten definieren werde (S. 129).

Was die von mir konstatierten Längenreaktionen der *Tubificiden* betrifft, und die besonders für *Tubifex* eigentümliche »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung«, welche beiden Phänomene streng auseinander gehalten werden müssen, so gibt es in der Litteratur sehr wenige analoge Angaben. BOUNHIOL (1902), welcher den Gasaustausch bei verschiedenen *Polychaeten* einer besonders genauen Untersuchung unterworfen hat, hat bei *Spivographis Spallanzanii* ein Phänomen beobachtet, welches hierher gehören muss. Dieses Tier verlässt unter normalen Verhältnissen niemals seine Röhre und diese Reaktion muss auch den Untergang des Tieres bedeuten; denn LOEB (1890) zeigt, dass das Tier keine Fähigkeit hat eine neue Röhre zu bauen. BOUNHIOL (l. c., S. 79) hat dabei beobachtet, dass »si l'asphyxie augmente, la partie antérieure sort de son tube, le corps tout entier finit par suivre et par tomber, nu, au

fond du bocal». Diese letztere Phase in der Reaktion ist wohl bedingungslos analog der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung« von *Tubifex*. Ob das Phänomen, dass das Tier im Anfang einen Teil seines Körpers aus der Röhre herausstreckt, als eine Form von Längenreaktion wie bei *Tubifex* oder nur als ein Initialzustand der letzten Phase angesehen werden muss, darüber kann ich mich nicht äussern.

In meinen Experimenten benutzte ich dann und wann auch *Lumbriculus*. Dieser zeigt niemals rythmische Bewegungen, sondern höchstens ein »Probieren« durch ein Hin- und Herpendeln mit der Spitze des Hinterkörpers, das bei geringerer O₂-Spannung lebhafter wird, wobei auch distalwärts verlaufende scharfe Biegungen vorkommen. Ich habe gefunden, dass auch bei diesem Tier, das wie die *Tubificiden* im Schlamm orientiert ist, die Hinterkörperlänge bei Sinken der O₂-Konzentration wächst, wenn auch verhältnismässig nicht in so erheblicher Weise wie bei *Tubifex* oder *Limnodrilus*. Ein riesenhaftes Individuum, das ich als Experimentstier benutzte, wies bei einer Konzentration von 20 cm.³ O₂ pr. l. eine Hinterkörperlänge von 27 mm. auf, aber bei einer Konzentration von etwa 1 cm.³ O₂ pr. l. eine Länge von 110 mm. (Der Hinterkörper war nicht ganz aufrecht sondern gebogen.) *Lumbriculus* ist jedoch kein so gutes Untersuchungsobjekt wie die *Tubificiden*. Die Experimentresultate waren nicht so eindeutig, infolge der dann und wann, auch bei höheren O₂-Konzentrationen eintretenden Lokomotionsbewegungen, die bei O₂-Mangel das Gepräge der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung« wie bei *Tubifex* bekam. Zuweilen kam es auch vor, dass das Tier für längere Zeit in den Schlamm gekrochen war, wobei es in derselbe Weise mit geringer Länge der Hinterkörper Spitze, wie der asphyktische *Limnodrilus*, orientiert war. Auch infolge der sehr grossen Fähigkeit der Tiere, sich querüber zu autotomieren, waren die Experimente sehr erschwert. Diese Autotomie betrifft immer den im Schlamm befindlichen Teil des Tieres. Dadurch nimmt auch der hintere Teil eine normale Orientierung ein, was sonst nicht der Fall gewesen wäre, da *Lumbriculus*, genau wie *Tubifex*, in dekapitiertem Zustand keine Fähigkeit hat, sich in den Schlamm hineinzugraben. Bei dem autotomierenden Tiere stellt sich das interessante Verhältnis ein, dass, während der vordere Teil die Fähigkeit hat, sich in Bewegung zu setzen, der distale Teil in der normalen Orientierung des Tieres zurückbleibt und bei O₂-Mangel nur eine lebhaftere »probierende« Bewegung zeigt. Übrigens schienen mir die asphyktischen Reaktionen bei *Lumbriculus* bei einer bedeutend höheren O₂-Spannung als bei den *Tubificiden* einzusetzen.

Eine interessante Anpassungsform repräsentieren die *Chironomiden*-Larven. Diese leben in Gängen, durch welche sie einen Wasserstrom pumpen unter oscillierenden »sinusoidalen« Bewegungen. PAUSE (1919, S. 419) hat ohne weiteres angenommen, dass diese Bewegung ausschliesslich respiratorischer Natur sei, und von dem Gesichtspunkt aus wären sie als Gegenstück zu dem Typus zu setzen, unter den *Polychaeten*, welcher durch *Praxithea* repräsentiert wird. Die *Chironomiden*-Larven haben bestimmte, äussere, respiratorische Anhänge, teils in Form von Tubuli auf dem 11. Segment und in respiratorischen Anhängseln auf dem 12. Segment, teils auch in Kiemenbüscheln hinten und vorne. Die Tiere pumpen demnach

Wasser in die Röhre, vor allem um einen Kontakt zwischen diesen Organen und dem O_2 -reicheren Wasser herzustellen. Bei O_2 -Mangel sollen sich die *Chironomiden*-Larven, nach PAUSE's Angaben, genau so verhalten wie die *Tubificiden*, indem sie eine typische und ganz gleiche Längenreaktion haben (l. c., S. 428): »Die Tiere machen zunächst in ihren Röhren schlängelnde Atembewegungen, dann stecken sie mit abnehmender Sauerstoffkonzentration das Hinterende aus der Röhre und schlagen damit eine Zeitlang heftig auf und ab«. Auf diesen Umstand legt PAUSE grosses Gewicht: »Die Tatsache, dass bei Eintritt von Sauerstoffmangel zuerst die letzten Abdominalsegmente aus der Röhre gesteckt und eine Zeitlang heftig auf- und abgeschlagen werden, liefert uns einen neuen Beweis für die Lokalisierung der Atmung auf die Anhänge des 11. und 12. Segments«.

Nun bezweifle ich jedoch die Richtigkeit dieser Beobachtungen aus dem Grunde, weil ich gefunden habe, dass bei den Larven die rythmischen Bewegungen ausserhalb des Schlammes von *vorn nach hinten* verlaufen, was notwendig zur Folge haben muss, dass der Wasserstrom ebenfalls von vorn nach hinten geht. Letzteres habe ich auch direkt mittels verschiedener Suspensionen konstatieren können. Man kann leicht verstehen, dass, wenn der Wasserstrom diese Richtung hat, es in der Tat eine Verschlechterung der respiratorischen Bedingungen bedeuten würde, wenn die Tiere auf diese Weise auf O_2 -Mangel reagieren würden, wie es PAUSE beschreibt. Ich habe *Tanypus*- und *Chironomus*-Larven untersucht und habe auch ganz richtig gefunden, dass es ohne Ausnahme der Vorderkörper ist, den die Tiere bei O_2 -Mangel aus dem Schlamm herausstrecken und wenigstens bei höheren Temperaturen ($+ 18$ à $+ 20^\circ C$), in rythmische Bewegung setzen, ganz analog der, welche sie unten in der Röhre entwickeln. Dieses ist, wie gesagt, die Regel, und es wundert mich, dass PAUSE dies nicht beachtet hat. Er und auch andere Verfasser, z. B. Miss LEITCH (1916), haben offenbar die Angaben von MIALL (1895, S. 123) ohne weiteres als sicher angenommen, wenn dieser betreffs *Chironomus* beschreibt, wie »the tail-end is pushed out and waved to and fro in the water, as a help to respiration«. *Tanypus* aber, wie MIALL (l. c., S. 154) beschreibt, reagiert auf dieselbe Art, wie ich oben hervorgehoben habe. Nun sind nach meinen Beobachtungen keine Verschiedenheiten hierin zwischen den beiden Gruppen. In *äusserst seltenen* Fällen konnte ich dann und wann »Abdominalschwingungen« sehen, die jedoch nur Bewegungen sind, durch welche sich das Tier in den Schlamm einbohrt.

Es ist jedoch nicht meine Absicht auf Grund dieser meiner vorläufig noch präliminären Untersuchungen zu leugnen, dass die vorhererwähnten Organe respiratorische Funktion haben sollen, und ebensowenig, dass der rythmischen Bewegung jede respiratorische Bedeutung fehlt. Aber ebenso wie bei der Lokomotion die Richtung der peristaltischen Wellen keineswegs gleichgültig ist, ebensowenig dürfen wir bei jedem andern Bewegungsphänomen dieses Moment unterschätzen, wie es in den Untersuchungen so oft der Fall ist. Dass der eintretende Wasserstrom nicht zuerst die besagten respiratorischen Organe trifft, sondern die entgegengesetzte Region des Körpers, deutet auf seine doppelte Bedeutung. In erster Linie ist an den

Nahrungsbedarf zu denken. Für diese Auslegung spricht unbedingt die Tatsache, dass der Darminhalt bei den Larven mehrmals zum grossen Teil aus lebendem, chlorophyllgefärbten Pflanzenmaterial bestand, welches in den im Schlamm verborgenen Gang hineingepumpt sein musste; denn die beobachtete *Chironomus*-Larve war normalerweise selten frei an der Schlammoberfläche zu sehen. Eine Reihe von Experimenten, bei denen verschiedene Suspensionen von Karmin und Ultramarin zur Anwendung kamen, wiesen durch ihre Resultate auf dieselbe Deutung.

Als analog zu den Längenreaktionen der *Tubificiden* haben wir also möglicherweise die Tatsache anzusehen, dass die *Chironomiden*-Larven bei O_2 -Mangel den Vorderkörper aus ihren Gängen oder Röhren herausstrecken, soweit wir in Übereinstimmung mit dem vorhergesagten annehmen, dass die Bewegung ausserdem respiratorische Bedeutung hat. Bei gänzlichem O_2 -Mangel verlassen sie ihre Röhren ganz, eine Reaktion, welche ohne weiteres mit der »dyspnoisch-asphyktischen Auswanderung« von *Tubifex* analogisiert werden kann. Hierbei schwimmen die *Chironomiden*-Larven sehr oft ganz frei umher mit S-förmigen, lebhaft schlängelnden Bewegungen, die in erster Linie als lokomotorische Schwimmbewegungen zu betrachten sind, wenn auch die Tiere dadurch bessere respiratorische Bedingungen aufsuchen. Ich glaube, dass hierin ein grosser Unterschied zwischen den verschiedenen Gattungen und Arten herrscht. Die *Tanypus*-Larven, die ich beobachtet habe, sind weit beweglicher als die eigentlichen *Chironomiden*-Larven, aber auch unter diesen gibt es grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Typen, die ich untersucht habe. Jedoch habe ich sie nicht genauer systematisch bestimmt in diesen noch präliminären Experimenten.

Bei den *Chironomiden*-Larven harren offenbar vielerlei ökologische und physiologische Fragen nach ihrer Lösung. Interessant wäre eine Studie der Puppe vom Respirationsstandpunkte aus. Bei den eigentlichen *Chironomiden* zeigt diese eine oscillierende, respiratorische Rythmik, während die *Tanypus*-Puppe wohl umher schwimmen kann, aber, wie es auch der Fall ist bei der *Culex*-Puppe, keine respiratorische Rythmik zeigt. Nach THIENEMANN (1908) soll die *Ceratopogon*-Puppe ganz unbeweglich sein, demnach weder lokomotorische noch respiratorische Bewegungen zeigen. Bei der *Chironomus*-Puppe dagegen konnte ich keine Lokomotion konstatieren, ausser in dem Augenblick ihrer Ausbrütung, als sie ihre Röhre mit einigen schnellen und kräftigen Bewegungen verliess und sofort zur Wasseroberfläche stieg.

Schliesslich hat FEHLMANN (1917) konstatiert, dass die Larven der *Phryganide Halesus auricollis* gleichfalls bei O_2 -Mangel ihre Röhre verlassen (möglicherweise eine »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung«).

Die Reaktionen der Tubificiden auf »Altwerden des Wassers«.

Die in dem vorhergehenden referierte Serie von Experimenten war nach der Wasseraustauschmethode angeordnet. Die Experimente, die jetzt berichtet werden sollen, beruhen einzig auf der Methode »Altwerden des Wassers« (KUIPER, 1907).

Bei dieser verfuhr ich so, dass ich das Experimentgefäß ganz mit Wasser von einer gewissen analysierten Qualität füllte, wonach ich, wie bei der Wasseraustauschmethode, das Gefäß mit einer Glasscheibe verschloss und die Fugen mit reinem Vaseline luftdicht machte. Dann stand das Experimentgefäß eine erforderliche Zeit unter Wasserspülung, worauf ich das Gefäß wieder öffnete und das Wasser analysierte. Auf Grund der O_2 -Zehrung war die O_2 -Menge gesunken, während der CO_2 -Gehalt gestiegen war. Ausser der Inkonstanz der CO_2 hatte die Methode »Altwerden des Wassers« den Nachteil, dass sich auch andre Produkte bildeten, besonders H_2S , H_3N , CH_4 und andre. Die Produktion dieser Stoffe wurde aber erst bemerkbar, *nachdem der freie O_2 ganz verschwunden war*, weil diese Substanzen andernfalls zu Stoffen oxydiert werden, die, wenigstens bei niedrigeren Konzentrationen, nicht schädlich wirken. Jedoch sind diese Stoffe keineswegs dem Tiere fremd, sondern bilden notwendige Bestandteile in seinem Milieu, hat doch das Tier den Vorderkörper in die anaerobe Zone desselben eingebohrt. Ich habe sowohl in Experimenten mit wechselndem CO_2 -Gehalt, wie auch in anderen, wo zu altem Wasser ein wenig O_2 -reiches Wasser zugesetzt wurde, gefunden, dass diese Zersetzungsprodukte bei der Ausprägung der Reaktionen der Tiere gegenüber wechselnden O_2 -Spannungen nichts zu bedeuten haben. Aus rein ökologischen Gründen ist die Methode »Altwerden des Wassers« ganz berechtigt. Ausserdem waren die hierhergehörigen Experimente bedeutend leichter auszuführen als Experimente nach der Wasseraustauschmethode; denn bei diesen werden die Tiere mechanisch sehr beunruhigt, ein Umstand, der, besonders bezüglich der Frequenz, erhebliche Fehlerquellen zur Folge haben könnte. Vor allen Dingen ist es unmöglich die O_2 -Dosierung genau zu berechnen, weswegen in besonderen Fällen die Methode »Altwerden des Wassers« unbedingt die beste war.

Wenn ich ein Experiment, das nach dieser Methode angeordnet war und analysiert werden sollte, unterbrechen wollte, so verfuhr ich nach zwei Prinzipien: entweder wurde das Experiment in irgendeinem besonders interessantem Stadium abgebrochen, wobei ich natürlich die für dieses Stadium bezeichnenden O_2 - und CO_2 -Konzentrationen erhielt; so verfuhr ich oft um die Resultate, die ich durch die Wasseraustauschmethode erhielt, zu komplettieren; oder ich unterwarf das Experiment erst nach abgeschlossener O_2 -Zehrung einer Analyse. Anfangs glaubte ich nämlich, dass es möglich wäre, durch eine relativ einfache Interpolation die O_2 -Konzentrationen berechnen zu können, die zu verschiedenen Zeitpunkten geherrscht hatten, weil ich annahm, dass die O_2 -Zehrung eine konstante Geschwindigkeit habe. Später fand ich, dass dieser Prozess nach sehr verwickelten Formeln vorstatten geht, worüber ich weiterhin berichten werde (s. S. 121), und dass eine solche Interpolation sehr schwer auszuführen ist. Doch waren die Resultate, die ich auf diese Weise fand, in vieler Beziehung wertvoll.

In dem nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordneten Experiment, das jetzt berichtet werden soll, verfuhr ich bei der Analyse nach den letzten Angaben. Ich hatte einige Veränderungen in der Aufstellung der Kulturen unter-

nommen, die sich aber als bedeutungslos erwiesen. Ich hatte nämlich gefunden, dass die Tiere den Hinterkörper unabhängig von der Lotlinie aus dem Schlamm in das Wasser strecken. Um zu untersuchen, ob möglicherweise geotaktische Reizungen eine Bedeutung für die Längenreaktionen auf den Wechsel im O_2 -Gehalt hätten, versetzte ich die vier *Limnodrilus*-Kulturen in umgekehrte Lage (Fig. 19), nachdem ich die Röhrenmündung mit weitmaschigem Stramin überbunden hatte. Um die Kulturen in dieser umgekehrten Lage zu halten, wurden sie an einer Holzplatte befestigt, welche dann zwischen die zwei gegenüberliegenden Wände der Kuvette geklemmt wurde. Die Kuvette umfasste 600 cm.^3 . Darauf wurde diese bis zum Rande mit Wasser gefüllt, zugeschlossen und das ganze, wie schon gesagt, nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet. Die Hebereinrichtung, um konstante Temperatur zu bekommen, war die gewöhnliche. Das Wasser, welches aufgefüllt

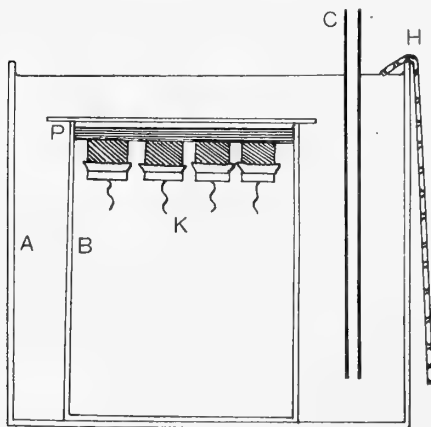


Fig. 19.

A = Aussengefäß; B = Experimentgefäß;
C = Wasserhahn; H = Heber;
P = Holzplatte.

wurde, bestand aus ziemlich O_2 -gesättigtem Wasserleitungswasser. Bei Anwesenheit der Holzplatte war die O_2 -Zehrung eine sehr rapide. Das Experiment wurde erst nach beinahe vollständigem Verschwinden des O_2 ($0,08\text{ cm.}^3 O_2$ pr. l.) für die Analyse unterbrochen.

Die schnelle O_2 -Zehrung trug augenscheinlich viel zu dem schönen Resultat dieses Experimentes bei. In der vorhergehenden Serie von Experimenten ist es ohne weiteres möglich, in grossen Zügen die Veränderungen zu sehen, aber es kommen doch immer spontane Fluktuationen vor, welche häufiger werden, wenn das Experiment lange Zeit dauert, oder wenn die notwendigen Manipulationen sehr zahlreich sind, welche natürlich dazu beitragen, störende Ele-

mente einzuführen. In diesem Experiment, in Tabelle V illustriert¹, folgen die Werte der Serie aufeinander ohne grössere Unregelmässigkeiten, was noch deutlicher hervorgeht aus der mit Hilfe der Tabelle aufgestellten Kurve (Fig. 20). Nur im Anfang der Kurve kommen einige Unregelmässigkeiten vor, ein besonders instruktiver Zug, da er den Einfluss auch von sehr geringen Störungen zeigt. Diese konnten nämlich bei der Anordnung des Experimentes unmöglich vermieden werden, und doch bestand das störende Moment nur in einem Wasserwechsel; denn die Hauptaufstellung hatte mehrere Tage vorher stattgefunden. Jedenfalls ist ohne weiteres zu sehen, dass diese Kurve, worin aber die Abszisse die Zeit und nicht die sinkenden O_2 -Konzentrationen illustriert², fast im Detail eine Kopie von der ist, die wir vorher gefunden

¹ In dieser habe ich die Tiere dieselbe Ordnungsnummer behalten lassen, welche sie in dem vorhergehenden und folgenden Experiment hatten.

² Jedoch ist das Maass der Abszisse in diesem Fall so gewählt, dass wenn die O_2 -Spannung mit derselben O_2 -Menge in demselben Zeitabschnitt vermindert würde, so könnte diese Kurve ohne weiteres mit denen der vorigen Experimentserie gleichgestellt werden.

TABELLE V.

Dat. 29/8 1919.

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|---|------|-----|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Ewz. | 5 | 35 | 60 | 77 | 85 | 92 | 100 | 130 | 160 | 290 | 375 | 475 | 610 | | |
| Temp. | 15,3 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | | |
| L. | Nr 2 | l. | — | — | 5 | 11,5 | 6 | 5 | 5 | 4 | 4 | 6 | 7 | 6 | |
| | | f. | — | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Nr 4 | l. | 5 | 6 | 3,5 | 3,5 | 4 | 3,5 | 3,5 | 4 | 3 | 4 | 4 | 6,5 | 7 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Nr 9 | l. | 4,5 | — | — | — | 4 | 7,5 | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 11 | 9 |
| | | f. | 0 | — | — | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Nr 13 | l. | — | 9 | 4,5 | 4 | — | — | — | — | 6 | 5,5 | 7,5 | 6 | 5 |
| | | f. | — | 0 | 0 | 0 | — | — | — | — | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | M. | l. | 4,8 | 7,5 | 4,3 | 6 | 4,5 | 5,3 | 3,8 | 3,7 | 4,3 | 4,9 | 5,4 | 7,6 | 6,8 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | 18,7 | | | | | | | | | | | | | |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 1 | | | | | | | | | | | | | |

Dat. Forts. 30/8

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Ewz. | 740 | 825 | 995 | 1190 | 1335 | 1400 | 1455 | 1480 | 1500 | 1530 | 1550 | 1570 | 1585 | | |
| Temp. | 15 | 15 | 15,3 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | | |
| L. | Nr 2 | l. | 10 | 9,5 | 8 | 11,5 | 17 | 23 | 21 | 20,5 | 19 | — | — | 1 | — |
| | | f. | 0 | 18,9 | 27,5 | 36,1 | 42,2 | 48 | 48,8 | 45,8 | 46,6 | — | — | 0 | — |
| | Nr 4 | l. | 8 | 6 | 6,5 | 9,5 | 15 | 24 | 27 | 26 | 29 | 10,5 | 7 | 4 | 5 |
| | | f. | 0 | 21,4 | 40,5 | 45,8 | 60 | 61,9 | 63,8 | 63,8 | 65,1 | 57,7 | 42 | 0 | 0 |
| | Nr 9 | l. | 8 | 10 | 12 | 11 | 18,5 | 23 | 27 | 32,5 | 31 | 26,5 | 8 | 5,5 | 8 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 33,6 | 42,6 | 44,4 | 51,3 | 54,1 | 53,6 | 50,4 | u. | 38,7 | 18 |
| | Nr 13 | l. | 7 | 8 | 15 | 10 | 13,5 | 18 | 21 | 26 | 25,5 | 10,5 | 3,5 | — | 9 |
| | | f. | 0 | 0 | 0 | 28 | 42 | 43,2 | 43,5 | 50 | 47,7 | 37,7 | — | — | 25,3 |
| | M. | l. | 8,3 | 8,4 | 10,4 | 10,5 | 16 | 22 | 24 | 26,3 | 26,1 | 15,8 | 7 | 3,5 | 7,3 |
| | | f. | 0 | 10,1 | 17 | 35,9 | 46,7 | 49,4 | 51,9 | 53,4 | 53,3 | 48,6 | 42 | 12,9 | 8,4 |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | 0,08 | | | | | | | | | | | | | |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 17,1 | | | | | | | | | | | | | |

Die Werte der ersten Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers«.
 Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

haben, nur dass in diesem Fall die Regelmässigkeit im allgemeinen noch besser hervortritt. Wir sehen also hier, wie die Frequenz sehr regelmässig steigt bis zu einem Maximum, von dem sie zu einem Minimum bei niedriger O_2 -Spannung hinuntersinkt. Doch konnten nicht alle Tiere diese Reaktion gegenüber der sinkenden O_2 -Spannung zeigen, da die Schlusskonzentration ($0,08 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$) offenbar dem Minimum der Rythmik sehr nahe liegt, oder es geradezu repräsentiert. Eine solche regelmässige Frequenzkurve haben wir noch nicht vor uns gehabt; es ist im besten Falle möglich gewesen, die allgemeinen Züge zu unterscheiden. Jedoch hat dies, wie bereits erwiesen, weniger Bedeutung, da es trotzdem möglich war herauszudeducieren, dass die durch die Rythmik hervorgerufene Wasserströmung, die den Kern des Problems bildet, in grösserer Abhängigkeit von der Länge als von der Frequenz

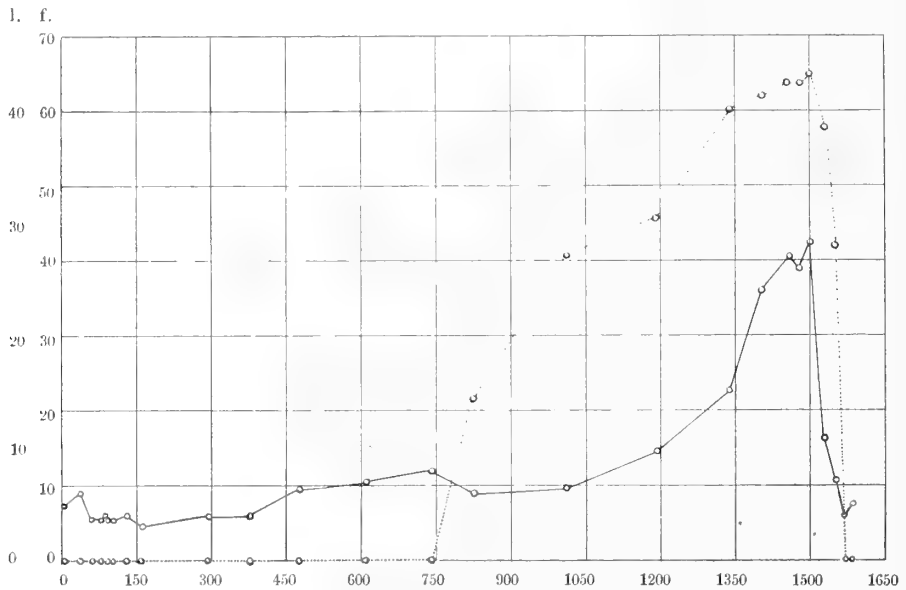


Fig. 20.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4 auf »Altwerden des Wassers«. Die Abszisse = Dauer des Experimentes in Minuten; betr.

Figurerklärung s. auch Fig. 7 (S. 58).

steht. Eine andre Tatsache, welche äusserst markant hervortritt, ist die Kongruenz der Längen- und Frequenzmaxima, welche genau zusammenfallen. Das ist sonst wenigstens nicht regelmässig der Fall. Die Ursache zu diesen Inkongruenzen habe ich nicht sicher bestimmen können, sei sie nun in Diskontinuitäten äusserer Art oder in Kompensationsphänomenen zu suchen. Ich zögere nicht, die für diesen Fall vorliegenden Werte als einen vollständig adäquaten Ausdruck der wirklichen Verhältnisse anzusehen, da sie sich im übrigen als äusserst regelmässig und zuverlässig erweisen.

Eine wichtige Tatsache ist, dass das Dyspnoëmaximum und das asphyktische Minimum auch hier bei dieser Experimentenmethodik und in der zugehörigen Kurve, wo die Zeit als Abszisse fungiert, ziemlich scharf diskontinuierlich ver-

bunden sind. Hier könnte man zwar glauben, dass zwischen diesen beiden Reaktionen verschiedene zeitlich verlaufende Adaptionerscheinungen vorhanden sind; denn in der vorher referierten Serie von Experimenten gibt es ja solche, wenn sie auch nicht in den Kurven mit der O_2 -Konzentration als Abszisse zu finden sind. In der zugehörigen Tab. II (S. 55), in welcher auch die Zwischenbeobachtungen eingezeichnet sind, sehen wir, dass es ziemlich lange Zeit dauert¹, bis die Tiere, von dem gut gestalteten Intermedium, in asphyktische Verhältnisse übertragen, typisch asphyktisch reagieren. Mit Rücksicht auf dies neue Experiment können wir somit sagen, dass *die Tiere maximale Dyspnoë aufgeben und sich an die Asphyxie sofort ohne oder wenigstens mit sehr abgekürzten Zwischenstadien adaptieren*, wogegen es auch solche Zwischenstadien gibt, nämlich dann, wenn das Tier von einem mehr eupnoischen Stadium kommt. Ich glaube, dass Verschiedenheit in den Mengen von absorbiertem O_2 daran Schuld ist; denn wenn das Tier maximal dyspnoisch ist, so wäre in dem Blut desselben kein Oxyhämoglobin vorhanden, wogegen dies der Fall wäre, wenn das Tier von einem eupnoischen Zustand kommt und zwar findet sich umso mehr davon, je mehr eupnoisch das Tier wäre. Wenigstens steht eine solche Annahme in Übereinstimmung mit physiologischen Tatsachen (LEITCH, 1916).

Mit Rücksicht auf die vorige nach der »Wasseraustauschmethode« angeordneten Serie von Experimenten will ich nun hervorheben, dass natürlich dabei Prozesse, die ein »Altwerden des Wassers« verursachen, auch vorhanden sind. Bei den höheren allgemeinen O_2 -Konzentrationen ist jedoch davon nichts zu verspüren, weil der O_2 -Schwund in diesen Stadien in den Reaktionen der Tiere kaum etwas bedeutet. Anders werden die Verhältnisse bei ärmeren, allgemeinen O_2 -Konzentrationen, weil die Tiere nun so ausserordentlich scharf ausgeprägte Reaktionen gegenüber noch so kleinen Veränderungen in der O_2 -Konzentration zeigen. Dies ist auch aus der betreffenden Serie von Experimenten zu ersehen; denn wir können von den Zwischenobservationen ablesen, dass die Tiere niemals in den Partialexperimenten mit O_2 -armem Wasser zum Stillstand kamen, sondern sich immer und immer wieder adaptierten. Eigentlich laboriert jedes Partialexperiment, ja überhaupt jedes Experiment, in welches Schlamm hineinkommt, in der einen oder anderen Weise mit »Altwerden des Wassers«.

Ehe ich dieses Experiment verlasse, will ich auf eine Sache aufmerksam machen: die O_2 -Konzentration, die zu Anfang des Experimentes $1 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$ betrug, war auf den für die Methode »Altwerden des Wassers« unerhört hohen Wert von $17,1 \text{ cm.}^3 \text{ pr. l.}$ gestiegen, was ohne Zweifel auf den Holzklotz zurückzuführen ist. Doch ich werde späterhin zeigen, dass die Ergebnisse nicht die Re-

¹ Ich will hier betr. Tab. II hinzufügen, dass in den zwei ersten Beobachtungsreihen, nachdem die Tiere in das beinahe O_2 -freie Wasser übergeführt wurden (d. $\frac{6}{7}$), die angegebenen Zahlen nicht Mittelwerte sind, sondern nur Werte einer einzelnen Ablesung. Wie die Zahlen, wovon ich mehrere bei jeder Beobachtungsreihe angeführt habe, genügend demonstrieren, wären die Mittelwerte in diesem Fall ziemlich irreführend.

aktionen der Tiere auf das Steigen der CO_2 -Konzentration demonstrieren, sondern vielmehr das Verhältnis, wie diese auf den sinkenden O_2 -Gehalt reagieren.

Die Durchschnittszahlen und Durchschnittskurven gehen nach der Formel des M-Typ. Der M^1 -Wert ist etwas anders und fällt mehr mit der Reaktion der einzelnen Tiere zusammen. Da jedoch die Kurven über die einzelnen Tiere äusserst regelmässig sind, so ist eine Berechnung darüber ganz unnötig.

Ich werde jetzt, zwar nur kurz, eine Serie von Experimenten referieren, welche eigentlich ein CO_2 -Experiment komplettieren, das später näher beschrieben werden soll (S. 146 ff.). Diese Serie war auch nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet, mit 4 Kuvetten von derselben Grösse, wie in dem eben referierten Experiment, und in jeder Kuvette befanden sich 4 Experimentkulturen, wovon jedoch einige ohne Tiere waren; diese waren in der vorherigen Serie ausgewandert.

Ich habe nur die Reaktionen der Tiere aus zwei Kuvetten angeführt (Tab. VI.). Über diese Kuvetten ist in bezug auf die Tiere nichts besonderes zu bemerken, ausgenommen Nr. 4. aus der ersten Kuvette. Dies ist ein *Tubifex*, dessen Reaktion von grösserem Interesse ist. Das Tier ist bei sinkender O_2 -Spannung nicht aus seiner Kultur ausgewandert, was sonst regelmässig geschieht. Der Verlauf der Reaktion ist derselbe wie bei *Limnodrilus*. Wir können also daraus folgern, dass es mit Ausnahme der Auswanderungstendenz keinen weiter ausgeprägten Unterschied zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus* in deren Reaktion auf O_2 gibt. Eine Tatsache, die ich nicht nur für dies eine Exemplar bestätigt gefunden habe. Gewissermassen ist der Abfall zur Asphyxie weniger ausgeprägt. Das beruht wohl hauptsächlich darauf, dass auch das Dyspnoëmaximum von *Tubifex*, wenn ein solches ausnahmsweise vorhanden ist, durch grosse Unruhe gekennzeichnet ist, weshalb Länge und Frequenz in höchstem Grade wechseln; infolgedessen sind die Durchschnittswerte für diese letzteren nicht eindeutig. Über die Art der Reaktionen bei den andern Tieren ist in diesem Zusammenhang nichts besonderes zu sagen.

Asphyktische Störungen in der Blutcirculation.

Der Hinterkörper der *Tubificiden* ist sehr dünn und ganz durchsichtig. Dieser Umstand macht es möglich, wenigstens die gröberen Blutgefässe rein makroskopisch deutlich zu unterscheiden. Ich habe diese Sache zwar keiner genaueren Studie unterworfen, aber einige Beobachtungen, die von Interesse sein können, habe ich doch gemacht. Besonders an asphyktischen Tieren kann man eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Blutcirculation wahrnehmen, welche sonst nicht zu sehen sind. In dem ventralen Blutgefäss, welches nicht kontraktile ist, fliesst das Blut wie gewöhnlich in gleichmässigem Strom nach hinten. Es ist äusserst leicht erkennbar, wie sich das Blut bei Asphyxie in der Spitze des Hinterkörpers rhythmisch sammelt, wobei diese lebhaft rot wird. In diesem Teil des Hinterkörpers findet man »im äussersten Hinterende um den Darm einen Blutsinus mit weiten Kammern,

TABELLE VI.

| | | 1919 | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|---------|------|
| | | 10/10 | | | 11/10 | | | 12/10 | | | 13/10 | | | | | |
| Kuv. A. | Dat. | | | | | | | | | | | | | | | |
| | Ewz. | 1 ²⁰ | 16 ³⁰ | 19 | 21 ⁵⁰ | 26 ¹⁰ | 40 | 44 ¹⁵ | 46 ⁴⁵ | 49 ¹⁰ | 64 ⁵ | 67 | 70 ³⁰ | 72 ⁵⁰ | | |
| | Temp. | 15 | 15,3 | 14,8 | 14,5 | 15,5 | 14,5 | 14,8 | 16,5 | 15,8 | 14,7 | 15,1 | 14,2 | 13,9 | | |
| | L. | Nr 1 | l. | 6 | 6 | 3 | 5 | 4 | 3,5 | 4 | 4 | 4,5 | 5 | 5 | 7 | 8,5 |
| | | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 27,8 | 31,3 | 32,1 | 26,3 | 30,2 | 32,6 | 30,8 | 29,9 |
| | L. | Nr 2 | l. | 5 | 6 | 5 | 6 | 6 | 8,5 | 7 | 6 | 8 | 7 | 7 | 8 | 6 |
| | | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20,8 | 24 | 23,5 | 27,4 | 29,7 | 24,3 | 23,5 |
| | T. | Nr 4 | l. | 3 | 4,5 | 4,5 | 3,5 | — | 2,5 | 3 | 2 | 3,5 | 3 | 3 | 4,5 | 4 |
| | | | f. | 0 | 35,5 | 42 | 34,3 | — | 53,2 | 57,7 | 58,3 | 57,1 | 62,5 | 63,2 | 52,2 | 51 |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 9 | | | | | | | | | | | | | |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 1 | | | | | | | | | | | | | |
| | | | Forts. | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 14/10 | | | 15/10 | | | | | | | | | | |
| | Kuv. C. | Dat. | | | | | | | | | | | | | | |
| Ewz. | | 87 ²⁰ | 92 ³⁰ | 95 ⁵⁰ | 99 ²⁰ | 113 | 114 ³⁰ | 115 ³⁵ | 116 ⁴⁵ | 118 ¹⁵ | 120 ³⁰ | 121 ²⁵ | 124 ⁴⁰ | | | |
| Temp. | | 14,1 | 13,4 | 14,8 | 14,9 | 15 | 14,9 | 15 | 15,2 | 14,9 | 15,1 | 15,2 | 13,9 | | | |
| L. | | Nr 1 | l. | 7,5 | 9,5 | 12 | 12 | 17 | 17,5 | 19,5 | 21,5 | 15,5 | u. | — | — | |
| | | | f. | 40 | 43,8 | 42,2 | 49,2 | 51,7 | 54,1 | 51,7 | 50,4 | 51 | u. | — | — | |
| L. | | Nr 2 | l. | 8 | 14 | 13 | 13 | 19 | 19 | 19,5 | 16 | 16,5 | 18 | — | — | |
| | | | f. | 33,9 | 36,1 | 36,4 | 35,7 | 42,2 | 42,6 | 42,6 | 37,7 | 38 | 36,6 | — | — | |
| T. | | Nr 4 | l. | 6 | 6 | 8,5 | 9 | 25,5 | 24 | 24 | 28,5 | 20 | 25 | 16 | 11,5 u. | |
| | | | f. | 55,6 | 68,2 | 70,6 | 76,9 | 75 | 73,2 | 66,7 | 75,9 | 69 | 61,2 | 62,5 | 41,1 | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | 0,06 | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | 7 | | | |
| | | 1919 | | | | | | | | | | | | | | |
| | | 10/10 | | | 11/10 | | | 12/10 | | | 13/10 | | | | | |
| Kuv. C. | | Dat. | | | | | | | | | | | | | | |
| | Ewz. | 1 ²⁰ | 16 ³⁰ | 19 | 21 ⁵⁰ | 26 ¹⁰ | 40 | 44 ¹⁵ | 46 ⁴⁵ | 49 ¹⁰ | 64 ⁵ | 67 | 70 ³⁰ | 72 ⁵⁰ | | |
| | Temp. | 15 | 15,3 | 14,8 | 14,5 | 15,5 | 14,5 | 14,8 | 16,5 | 15,8 | 14,7 | 15,1 | 14,2 | 13,9 | | |
| | L. | Nr 2 | l. | 6 | 5 | 5 | 5,5 | 5 | 6 | 6 | 9 | 9 | 11,5 | 10 | 9 | 6,5 |
| | | | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16 | 18,8 |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 9 | | | | | | | | | | | 3,2 | | |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 1 | | | | | | | | | | | 3,9 | | |

Die Werte der zweiten Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers«. Ewz. = Einwirkungszeit in Stunden und Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55)

der wahrscheinlich die Verbindung zwischen Bauchgefäss und Rückengefäss vorstellt» (MEYER 1917, S. 209). Diese Annahme kann ich jetzt bestätigen. Während unter gewöhnlichen respiratorischen Verhältnissen diese Sinuosität kein grösseres Quantum Blut auf einmal aufnimmt, wird sie unter Asphyxie bedeutend seltener entleert, und dehnt sich beträchtlich aus. Wenn sie sich schliesslich in das dorsale, nach vorn gehende Gefäss entleert, welches rythmisch kontraktile ist, und dessen peristaltischen Wellen gerade von diesem Sinus ausgehen, so bildet das Blut hier dicke Pfeiler, bedeutend stärker als unter normaler O_2 -Konzentration, wo das Blut schneller in kleineren Säulen fliesst.

Diese Erscheinung, die offenbar auch WAGNER aufgefallen ist (diese Abh., S. 30), ist als eine Lähmung anzusehen. Ich hatte nämlich Gelegenheit, dieselbe Sache bei Tieren zu beobachten, welche sich in stark CO_2 -gesättigtem Wasser aufhielten.

Das "O₂-Diffusionsexperiment".

Bisher habe ich über O_2 -Experimente berichtet, bei denen ich von höherem zu niedrigerem O_2 -Gehalt übergang. Nun kann man sich die Frage stellen, ob nicht vielleicht ein umgekehrtes Verfahren eine prinzipiell anders gestaltete Kurve zum Resultat haben könnte. Es ist nämlich nicht ohne weiteres klar, dass die beiden Arten des Verfahrens denselben Erfolg haben.

Um Klarheit in dieser Sache zu gewinnen, machte ich ein Experiment, das folgendermassen angeordnet war: ich liess in einem geschlossenen Aquarium von 4 l. die O_2 -Zehrung soweit fortschreiten, bis die Tiere Asphyxie zeigten. Darauf öffnete ich das Aquarium und nahm unter Vermeidung eines Umrührens Wasserproben auf O_2 und CO_2 . Die O_2 -Analyse zeigte, wie zu erwarten war, eine äusserst niedrige O_2 -Konzentration (0,04 cm.³ O_2 pr. l.); der CO_2 -Gehalt war noch nicht nennenswert gestiegen (4,8 cm.³ pr. l.). Durch Ablaufen einer Menge Wassers befand sich die Wasseroberfläche cirka 8 cm. über der Oberfläche der Kulturen. Die Kühleinrichtung fungierte unausgesetzt.

Meine Berechnung war, nach einer Weile sehen zu können, wie die asphyktischen Tiere auf den hereindiffundierenden O_2 zu reagieren anfangen und dadurch die ganze vorher beschriebene O_2 -Kurve rückwärtslaufend zu bekommen. Das Resultat, wie aus der hierhergehörigen Tab. VII und den Kurven (Fig. 21) hervorgeht, bestätigt meine Vermutung. Die einzelnen Tiere reagieren mit einer Kurve, welche eine umgekehrte, jedoch getreue Kopie der früher beschriebenen Kurven ist.

Eine Eigentümlichkeit, welche in physikalischen Ursachen wurzelt, tritt in der Tabelle und in der mit deren Hilfe konstruierten Kurve besonders hervor, nämlich dass die Reaktionen der Tiere auf den diffundierenden O_2 bei den verschiedenen Exemplaren zu höchst verschiedenen Zeitpunkten anfangen. Das war mit Rücksicht auf die allgemeine Gleichzeitigkeit, welche wir betreffs des Übergangs vom Dyspnoëmaximum zur Asphyxie in den vorhergehenden Experimenten festgestellt haben,

TABELLE VII.

13/3 1919

| Dat. | | 37 v. | 0 | 11 | 16 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 48 | 55 | 62 | 69 | 81 | 90 | 99 | 110 | 130 | 140 | 149 | 159 | 170 | 180 | |
|---|----|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|---------|------|------|--|
| Ewz. | | 15,2 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,2 | 15,3 | 15,3 | 15,1 | 14,8 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | |
| Temp. | | 15,2 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,3 | 15,2 | 15,3 | 15,3 | 15,1 | 14,8 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | |
| Nr 2 | l. | 6 | 3 | 5,5 | 8 | 8,5 | — | — | — | 4 | — | — | — | — | 5,5 | — | — | — | — | — | 5 | — | — | — | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | — | — | 0 | — | — | — | — | 0 | — | — | — | — | — | 0 | — | — | — | |
| Nr 4 | l. | 5 | 6 | 7,5 | 10 | 11,5 | 8 | 8 | 7 | 8,5 | 4,5 | 5 | 8,5 | 5 | 5 | 7 | 5,5 | 4 | 5 | 9 | 23,5 | 25 | 30 | 23 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 17,8 | 37,5 | u. | 40,8 | 37,5 | |
| Nr 8 | l. | 5 | 3 | 7,5 | 15 | 15 | 5 | 2 | — | — | — | — | — | 27,5 | 34,5 | 38,5 | 35 | 39 | 34,5 | 35 | 38 | 38 | 37 | 38,5 | |
| | f. | 0 | 0 | 12,7 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | — | — | — | — | 35,1 | 35,1 | 40 | 52,2 | — | 38 u. | 45 | 45,5 | 41,4 | 42,9 | 44,4 | |
| Nr 13 | l. | — | 4 | 6 | — | — | 19 | 11 | 20 | 22,5 | 21,5 | 25 | 26 | 27 | 20 | 26 | 31 | 27 | 24 | 26 | 29,5 | 27 | 29,5 | 29 | |
| | f. | — | 0 | 0 | — | — | — | — | 27,6 | 31,7 | 41,1 | 36,6 | 47,7 | 43,5 | u. | 53,2 | 42,6 | 51 | 40 | 42 | 46,9 | 38,7 u. | 45 | 36,6 | |
| Nr 14 | l. | 12 | 6 | — | — | — | — | — | — | 24 | 29 | 27 | 25 | 28,5 | 29 | 25 | 20,5 | 22 | 22,5 | 21 | 19,5 | 20 | 18 | 20,5 | |
| | f. | 9,9 | 0 | — | — | — | — | — | — | 31,5 | 41,1 | 48 | 45,8 | 46,9 | 48,8 | 43,8 | 46,6 | 45,8 | 49,6 | 45,8 | 51,7 | 48,8 | 48,8 | 48,4 | |
| Nr 15 | l. | — | 4,5 | 15 | 19,5 | 19 | 19 | 17 | 18 | 20 | 19,5 | 19 | 21,5 | 16 | 13,5 | 12,5 | 14 | 16 | 9 | 6,5 | 8,5 | 11 | 9,5 | 9 | |
| | f. | — | 0 | 44,1 | 50,1 | 53,6 | 55 | 49,6 | 51 | 50 | 53,6 | 54,1 | 52,2 | 43,5 | 47,4 | 38 | 40,5 | 40 | 35,1 | 32,3 | 35,1 | 42 | 34,4 | 33,7 | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 0,04 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 4,8 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Betr. Tabellenklärung s. Forts. S. 86.

Forts. v. Tab. S. 85.

| Dat. | | 14/3 | | | | | | | | | | | | | | 15/3 | | | | | | | | |
|---|----|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|
| Ewz. | | 195 | 217 | 243 | 265 | 371 | 432 | 445 | 465 | 475 | 495 | 500 | 570 | 605 | 650 | 715 | 790 | 980 | 995 | 1025 | 1065 | 1195 | 2990 | |
| Temp. | | 15 | 15 | 15 | 15 | 15,5 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15,1 | 15,1 | 15,1 | 15 | 15,1 | 15,1 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15 | 15,2 | 15,7 | |
| Nr 2 | l. | 4,5 | — | — | — | 6,5 | 15 | 22 | 27 | 23,5 | 23,5 | 27 | 28 | 32,5 | 32 | 2 | 1 | 2,5 | 21 | 8 | 34,5 | 29 | 5,5 | |
| | f. | 0 | — | — | — | 0 | 23 | 38,2 | 36,4 | 38,7 | 41,4 | 37,7 | 35,9 | 45,8 | 33,6 | 0 | 0 | 0 | u. | 0 | 45,5 | 47,7 | 32,4 | |
| Nr 4 | l. | 26,5 | 27,5 | 25,5 | 29,5 | 9,5 | 32 | 33,5 | — | 31 | — | 36 | 42 | 34 | 39 | 39,5 | 32 | 31 | 31 | 24,5 | 24,5 | 22 | 5 | |
| | f. | 30,6 | 38 | 45,8 | 46,6 | 0 | 52,2 | 52,2 | — | 53,2 | — | 57,7 | 56,1 | 51,3 | 56,1 | 57,1 | 58,3 | 57,1 | 50 | 50 | 52,6 | 46,2 | 42 | |
| Nr 8 | l. | 32,5 | 38,5 | 37 | 38 | 25 | 21 | 26 | — | 29 | — | 24 | 22 | 18,5 | 23 | 17 | 16,5 | 16 | 15 | 16,5 | 13,5 | 6 | | |
| | f. | 40 | 45,5 | 44,8 | 47,4 | 45,5 | 52,2 | 50 | — | 48,8 | — | 46,6 | 48 | 44,1 | 45,5 | 46,6 | 44,1 | 42,2 | 40,8 | 48 | 43,2 | 29,7 | | |
| Nr 13 | l. | 28,5 | 27,5 | 28 | 29 | 26 | 24,5 | 25 | — | 23,5 | — | 24 | 22,5 | 19 | 19 | 15,5 | 16,5 | 16,5 | 13,5 | 15 | 15 | 14 | 6,5 | |
| | f. | 43,5 | 53,6 | 54,5 | 53,6 | 54,5 | 50,4 | 52,6 | — | 53,2 | — | 54,1 | 56,1 | 54,1 | 51,3 | 51,3 | 51,7 | 46,9 | 44,1 | 51 | 44,4 | 33,1 | | |
| Nr 14 | l. | 23,5 | 18 | 11 | 11 | 6,5 | 6 | 7,5 | — | 7 | — | 7 | 5 | 9 | 6,5 | 6 | 5 | 5 | 4,5 | 5 | 5 | 5 | 5 | |
| | f. | 51,7 | 48 | 42,9 | 42,6 | 32,3 | 31,7 | 34,1 | — | 40,5 | — | 30,2 | 31,3 | 38,7 | 30,6 | 28,5 | 28,5 | 26 | 25,1 | 27,2 | 26,8 | 0 | | |
| Nr 15 | l. | 10 | 7 | 8,5 | 8 | 4 | 6 | 5,5 | — | 6 | — | 5 | 3,5 | 5 | 5 | 4 | 3,5 | 4 | 4,5 | 4 | 4 | 5 | 5 | |
| | f. | 42,6 | 26,9 | 27,9 | 25,6 | 29,3 | 29,4 | 28,8 | — | 24 | — | 21,7 | 24,6 | 23,7 | 16,5 | 16,5 | 28,3 | 30,3 | 31,3 | 29,3 | 32,6 | 31,5 | | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | r = 1,4; li = 0,35 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 4,6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Die Werte des O₂-Diffusionsexperiments. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; 37 v. = Observation, die 37' vor dem eigentlichen, mit fettgedruckter Linie bezeichneten Anfang des Experimentes gemacht wurde; r = rechts; li = links; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

nicht zu erwarten. Ich hatte die Tiere, nämlich 6 *Limnodrilus*-Exemplare, wie gewöhnlich in Kulturen gesetzt und in einer Reihe an derselben Aquarienwand* aufgestellt. Ich konnte beobachten, wie die Tiere nach der Reihe zu reagieren begannen, zuerst die Tiere rechts, dann die Tiere links. (Die Kulturen mit der höchsten Nummerierung standen rechts im Experimentgefäß, darauf folgten der Reihe nach die niedrigeren für die Tiere links. Die Nummerierung ist diskontinuierlich.) Aber nicht nur die Initialreaktion zeigte diese Successivität, sondern diese machte sich auch für andere Momente in der Kurve geltend. Das Tier an der linken Wand zeigte noch mehrere Stunden Asphyxie, als das Tier rechts schon längst das Dyspnoëmaximum überschritten hatte. Die Succession im Reaktionsverlauf zwischen den verschiedenen Tieren war so auffallend, dass mir sofort klar wurde, dass dieser Umstand seinen Grund in Eigentümlichkeiten des Diffusionsverlaufs haben musste, die mir auch wirklich festzustellen gelang. Dass hier ein Einfluss von aussen her zu suchen war, konnte ich ausserdem auf Grund einer Eigentümlichkeit in der Reaktion der Tiere konstatieren; doch dies soll in einer besonderen Abhandlung näher erläutert werden: die Tiere zeigten durch äusserst scharf ausgeprägte *positiv aërotropische* Reaktionen die Richtung der O₂-Zuführung an.

Als das Tier an der rechten Seite das Dyspnoëmaximum vollständig durchlaufen hatte (nach 21 Stunden) und das Tier an der linken Seite noch ganz ausgeprägt dyspnoisch war, wurde das Experiment mit Probenahme abgeschlossen. Dabei fand ich auch

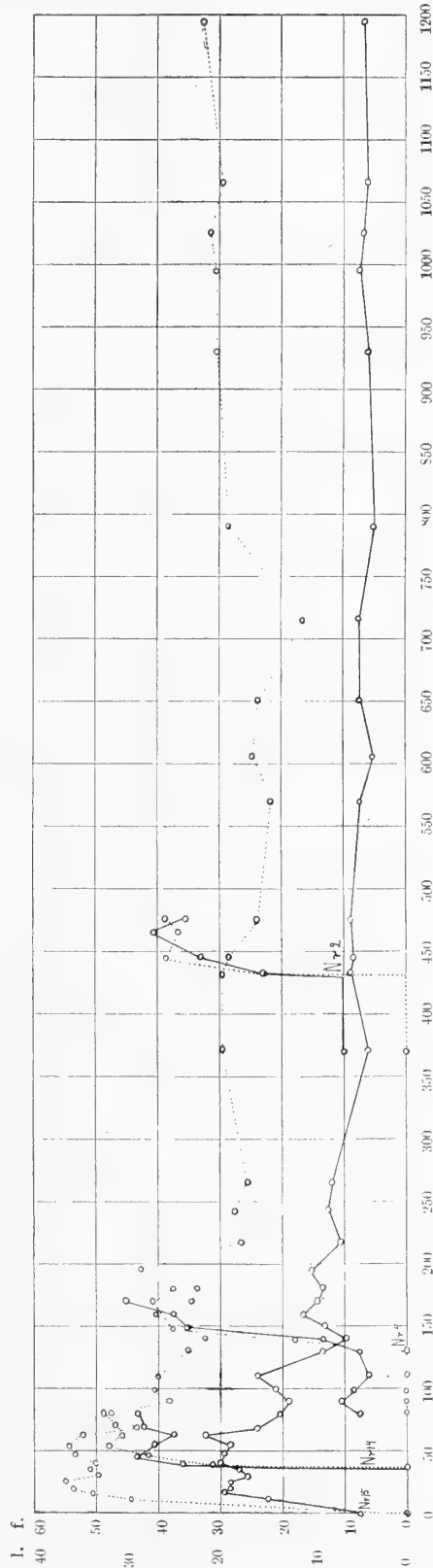


Fig. 21.
Kurve über die Reaktionen der Experimentiere in dem »O₂-Diffusionsexperiment». Die Abszisse = Dauer des Experimentes in Minuten; betr. Figurerklärung s. auch Fig. 7 (S. 58).

Unterschiede in der O_2 -Konzentration mit sehr hohen Werten. An der linken Wand war die O_2 -Konzentration $0,35 \text{ cm.}^3 \text{ pr. l.}$, an der rechten dagegen auf demselben Niveau $1,4 \text{ cm.}^3 \text{ pr. l.}$, das heisst cirk. drei mal so hoch. Um noch sicherer zu bestätigen, dass eine O_2 -Differenz wirklich vorhanden war, und der vorher erwähnte höhere Wert nicht etwa darauf beruhte, dass z. B. das Wasser im Aquarium bei der ersten Probenahme, welche der O_2 -armen Probe galt, gemischt worden wäre, oder dass bei dieser vielleicht eine O_2 -reichere Schicht hinuntergesunken und bei der zweiten Probe zur Analyse gekommen wäre, nahm ich an der linken Wand auf derselben Höhe eine neue O_2 -Probe, welche $0,63 \text{ cm.}^3 \text{ O}_2 \text{ pr. l.}$ zeigte, also eine Konzentration, die noch nicht ganz die Hälfte von dem O_2 -Gehalt betrug, welcher an der rechten Wand konstatiert wurde¹. Damit war festgestellt, dass wir

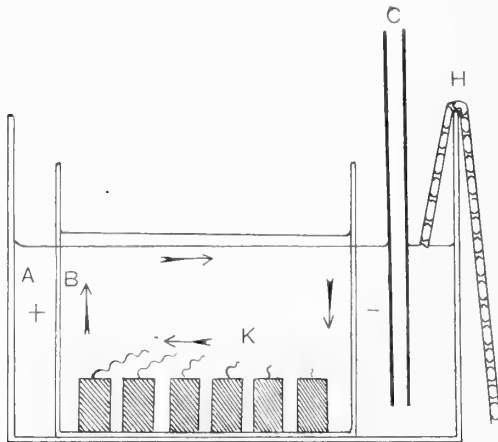


Fig. 22.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss; K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn; H = Heber; + und - bezeichnen die grössere resp. geringere Wassertemperatur; die Pfeile bezeichnen die verschiedenen Wasserströmungen.

es tatsächlich mit O_2 -Konzentrationsdifferenzen auf demselben Niveau an verschiedenen Stellen des Aquariums zu tun haben.

Die Erklärung der Erscheinung ist höchst einfach. Sie hatte ihre Ursache in der Anordnung der oben beschriebenen Kühleinrichtung. Das Kühlwasser wurde am Boden des Aussengefässes hineingeleitet und der Wasserüberschuss durch einen Heber an derselben Seite von der Wasseroberfläche abgezapft. Dadurch wurde, infolge der stärkeren Wassercirkulation, dieser Teil des Experimentgefässes etwas kälter als die übrigen Teile des Gefässes, wenn auch der Temperaturunterschied so gering war, dass er sich nicht mit einem gewöhnlichen Thermometer feststellen liess. Die Folge dieses Temperaturunterschiedes bestand in einem Wasserstrom in

bestimmter Richtung im Experimentgefäss. An der kälteren Wand wurde das Wasser abgekühlt. Dieses Wasser wurde infolgedessen schwerer und sank auf den Boden des Aquariums, während an dessen Stelle Wasser von der linken Seite angezogen wurde. An der linken Wand musste naturgemäss ein equivalenter Strom von unten nach oben entstehen (Fig. 22). Das Wasser der Oberfläche, welches an der rechten Wand auf den Boden sank, hatte aus der Luft Sauerstoff aufgenommen, der sich an der rechten Seite ansammelte und den Tieren hier zu Gute kam, während die Tiere an der linken Seite erst sehr spät mit absorbiertem O_2 in Kontakt kamen.

¹ Der Unterschied in dem Resultat der letzten Analyse der O_2 -Probe dieses Teils des Experimentgefässes beruht darauf, dass ich vorher leider das Wasser im Aquarium umgerührt hatte bei einer Untersuchung über eventuelle lokale Temperaturunterschiede. Ich kam nämlich erst nach einer Weile auf den vorhin skizzierten Einwand, der gemacht werden könnte.

Es ist also die Erklärung für die Succession in der Reaktion der Tiere nicht schwer zu finden. Aber wenn man sieht, wie an und für sich minimale, rein physikalische Gleichgewichtsstörungen vorkommen können, und derartige grosse Wirkungen hervorbringen, so ist dies einerseits ein Memento gegenüber allzu weit-schweifigen physiologischen Spekulationen, bedeutet aber andererseits eine Aufforderung, zu untersuchen, ob wir nicht schon in den äusseren Umständen die Ursachen für den Reaktionsverlauf zu suchen haben, auch wenn das System scheinbar stabil ist. Eine Sache, auf die wir später zurückkommen werden.

Wir haben eine ausreichende Erklärung für die Successivität bekommen. Nr. 14. schien eine Ausnahme zu bilden, da sie später als Nr. 13. (s. Tab. VII) reagierte, aber das hat seine Ursache darin, dass das erstere Exemplar seinerzeit ganz in den Schlamm gekrochen, und infolgedessen nicht in Kontakt mit O_2 gekommen war. Sobald das Tier jedoch an die Schlammoberfläche kam, reagierte es auf O_2 , womit es nun in Kontakt kam. Auch Nr. 2. zeigt eine Unregelmässigkeit, indem das Tier nach einiger Zeit vom Dyspnoezustand plötzlich wieder in asphyktischen Übergang, jedoch danach wieder dyspnoisch wurde. Wahrscheinlich lag hier eine Unregelmässigkeit in der Strömung im Experimentgefäss vor und die Folgen einer, wenn auch geringen Perturbation, kann man bei dem unerhört labilen Dyspnoëmaximum leicht voraussehen.

Das Bemerkenswerteste in den Kurven ist der schnelle Abfall (oder hier besser gesagt: die Steigung) zwischen Asphyxie und Dyspnoë, was sowohl für die Längen- wie für die Frequenzkurve in demselben Grade in Erscheinung tritt. Intermediäre Stadien gibt es nicht oder sind jedenfalls von ganz ephemerer Dauer; denn, *trotz dicht aufeinanderfolgender Beobachtungen* (s. Tabellen und Kurven) habe ich solche nie gesehen. Zu Anfang machte ich sehr dicht aufeinander folgende Able-sungen, und sobald ein Tier auf O_2 zu reagieren anfang, registrierte ich es. Das hat zur Folge, dass das so gut wie augenblickliche Auftreten der maximalen Dyspnoëreaktionen sehr scharf in den Kurven hervortritt.

Für die Tiere mit niedrigerer Nummerierung (Nr. 2) tritt, oder richtiger gesagt, sollte eigentlich diese Eigenschaft nicht mit derselben Schärfe in der Kurve hervortreten, auf Grund der grösseren Zeitspanne zwischen den einzelnen Ablesungen. Indessen habe ich keine gerade Linie gezogen zwischen den eine Stunde früher registrierten asphyktischen Reaktionen und den später registrierten Reaktionen auf diffundierenden O_2 , da ich in meinem Protokoll über die Experimente, betr. der in-fragekommenden Tiere und Beobachtungsumstände verzeichnet habe, dass das Tier kurz vorher auf O_2 zu reagieren anfang. Infolgedessen wäre eine gerade Linie zwischen Asphyxie und der nächstfolgenden Dyspnoëobservation gänzlich irreführend gewesen. Statt dessen habe ich den Verlauf der Kurve zwischen diesen Punkten in Form eines Winkels dargestellt, sowohl für die Länge als auch für die Frequenz.

Es ist deshalb ganz unmöglich, eine allmählich verlaufende Reaktion in dem Schenkel der O_2 -Kurve zu sehen, welcher zwischen maximaler Dyspnoë und Asphyxie liegt. Dieser Teil lässt sich auf keine Weise ausdehnen, wenigstens nicht

betreffs der Längenreaktion. Die Frequenz ist hierbei komplizierter; denn ihr Maximum tritt oft früher ein, wenn wir von höheren auf niedrigere O_2 -Konzentrationen übergehen; aber auf der Grenze zur Asphyxie tritt doch ein sehr schneller Abfall von relativ hohen Werten hinunter bis zu 0 in Erscheinung. Kommen in den Tabellen hier und da Zahlen vor, welche einen gleichmässigeren Übergang andeuten könnten, etwas äusserst seltenes, so beruht das nur darauf, dass, wie mehrfach gesagt, das eine oder andere Tier bei eintretender Asphyxie grosse Unruhe zeigt, was sich in stark wechselnden Längenreaktionen zu erkennen gibt, indem das Tier einmal hoch oben, und plötzlich tief unten ist, eine mehrmals wiederholte Reaktion zwischen Dyspnoë und Asphyxie; aber die Diskontinuität bleibt doch bestehen, wenn sie auch schwerer zu registrieren ist. Dieselbe Unruhe zeigte sich auch in der Rythmik¹.

Die Folge hiervon ist, dass die Tiere bei Zufuhr von kleinen O_2 -Mengen bei niedriger O_2 -Konzentration entweder eine maximale Reaktion zeigen oder aber sie reagieren überhaupt nicht. Es ist *nicht möglich, diesen Teil der Kurve auszudehnen*, weder in dem Wasseraustauschexperiment, noch in der Methode »Altwerden des Wassers«, noch in dem O_2 -Diffusionsexperiment, trotzdem diese beiden letzteren Methoden alle Möglichkeiten für eine feinere Dosierung des O_2 bieten. Im Gegenteil tritt hier die Diskontinuität durch die präzisen Reaktionen des Tieres am allerschärfsten hervor. Besonders die erste Steigung (zwischen Asphyxie und Dyspnoë) verläuft äusserst schnell, und dauert nur ein oder zwei Sekunden.

In diesem Experiment kongruieren die Maxima der Längen- und Frequenzkurven. Daraufhin sinken Länge und Frequenz vom Dyspnoëmaximum ziemlich schnell, wenn auch mit vielen, weniger bedeutenden Unregelmässigkeiten, hinunter zum normalen rythmischen Zustand. Im übrigen wirkt das Dyspnoëmaximum in bezug auf Länge und Frequenz ausgedehnter, als es sonst der Fall zu sein pflegt. Wir müssen aber in Berechnung ziehen, dass die O_2 -Diffusion etwas anderes ist als Wasseraustausch und O_2 -Zehrung, und weiter, dass die Abszisse hier die Zeit und nicht die O_2 -Konzentration darstellt. Doch sind die Kurven des O_2 -Diffusionsexperimentes im Prinzip den vorher auseinandergesetzten, respiratorischen Kurven unverkennbar gleich.

Jedenfalls steht fest, dass die respiratorische Kurve reflectorisch von dem vorhandenen O_2 bestimmt wird, und dass z. B. der Abfall von maximaler Dyspnoë zur Asphyxie nicht durch eine allmähliche, pathologische Erschöpfung oder Vergiftung, infolge einer Akkumulation anaërober Destruktionsprodukte hervorgerufen wird. Vielmehr reagieren die Tiere, sobald O_2 zugeführt wird, ohne Rücksicht darauf, ob das Wasser gegen neues ausgetauscht wird, oder ob, wie in diesem Diffusionsexperiment, die Veränderung *nur in einer O_2 -Zufuhr* besteht.

Am nächsten Tag machte ich eine neue Ablesung und Wasseranalyse. Jetzt

¹ Hier wäre es am Platz gewesen, die Dispersion zu berechnen, doch tritt auch ohne diese Berechnungen der Verlauf der Reaktion deutlich hervor.

war es nicht mehr möglich Unterschiede in der O_2 -Konzentration an verschiedenen Stellen des Aquariums zu finden. Der Zustand hatte sich also stabilisiert, und auch die Tiere zeigten in ihren Reaktionen keinerlei diesbezüglichen Unterschiede.

Tägliche Periodizitäten in den Reaktionen der Tubificiden.

Ich hatte mehrmals Gelegenheit, eine tägliche Periodizität zu konstatieren in den Reaktionen der *Tubificiden* auf Veränderungen im Medium, deren Art sich in respiratorischer Hinsicht unter gewissen Umständen je nach der Tageszeit ändern konnte. Oftmals habe ich die grosse Fähigkeit des Schlammes hervorgehoben, O_2 zu zehren; denn in einem geschlossnen Gefäss konnte jede Spur vom O_2 des Wassers verschwinden, weshalb die vorhandenen Tiere Asphyxie zeigen mussten. Es nisten sich jedoch häufig grüne Algen ein, welche schnell an Zahl zunehmen und eine grüne Schicht an der Innenwand des Gefässes bilden, die dem Licht am meisten ausgesetzt ist. Bei günstigen Lichtverhältnissen entwickeln die Algen bei der CO_2 -Assimilation O_2 , der in das Wasser diffundiert.

Ich habe bereits betont, dass äusserst geringe Veränderungen in der O_2 -Konzentration bei dem Übergang von Asphyxie zur Dyspnoë und umgekehrt ganz unerhörte Wirkungen hervorrufen können in der Reaktionsart der Tiere, aus dem Grunde, weil das asphyktische Minimum und das dyspnoische Maximum unmittelbar und diskontinuierlich zusammenstossen. Beim Sonnenlicht rief der von den Algen produzierte O_2 eine maximale Reaktion bei den Tieren hervor, während bei eintretender Dämmerung, oder sogar nur Bewölkung, die Tiere ziemlich schnell in den Zustand der Asphyxie übergingen. Diese Erscheinung wiederholte sich mit solcher Pünktlichkeit, dass ein Irrtum hierbei unmöglich war. Im übrigen muss hervorgehoben werden, dass Licht, wenigstens schwaches, an und für sich keinerlei Wirkung, weder auf die Körperlänge der Tiere, noch auf ihre Rythmik hatte, da ihre Reaktionen unter gewöhnlichen experimentellen Umständen, d. h. ohne Algen, im Dunkeln wie im Tageslicht gleichartig verliefen, wenn sie auch, wie ich in Übereinstimmung mit ERHARD (1922) gefunden habe, negativ »phototropisch« sind.

Ich werde nun einen tabellarischen Auszug aus einem Protokoll über ein Experiment von diesem Typus wiedergeben. Der Schlamm mit den Tieren, es waren lauter *Tubifex*, wurde in einen Zylinder gegeben, der im übrigen bis zum Rande mit O_2 -freiem Wasser gefüllt war und vollkommen hermetisch verschlossen wurde. Nachdem er einige Tage gestanden hatte, und die Tiere, auf Grund des eintretenden O_2 -Mangels, bald in ununterbrochene Asphyxie getreten waren, fingen sie an, nachdem sich an der beleuchteten Wand des Gefässes eine Algenhaut gebildet hatte, tägliche periodische Erscheinungen zu zeigen. Das Experiment wurde am 26. IX. 1919 aufgestellt, wobei ich in das Experimentgefäss sehr schlechtes Wasser (1 cm.³ O_2 und 14,6 cm.³ CO_2 pr. l.) goss.

TABELLE VIII.

| Beobachtungen: | Lichtverhältnisse: | Reaktionen: |
|---------------------------------------|---|---|
| Am 28. IX. | | Asphyxie |
| Am 29. IX. 11 ^h vorm. | sonnig (wenige grüne Algen vorhanden) | eine Tendenz von Asphyxie zu Dyspnoë überzugehen |
| Am selben Tag 5 ^h nachm. | Dämmerung | Asphyxie allgemein |
| Am selben Tag 8 ^h nachm. | dunkel | Asphyxie allgemein |
| Am 30. IX. 11 ^h vorm. | sonnig | typische Dyspnoë |
| Am selben Tag 6 ^h nachm. | Dämmerung | Asphyxie |
| Am selben Tag 10 ^h abends | dunkel | Asphyxie |
| Am 1. X. 11 ^h vorm. | wolkig | einige Tiere dyspnoisch, die anderen asphyktisch |
| Am selben Tag 7 ^h abends | dunkel | Asphyxie |
| Am 2. X. 11 ^h vorm. | wolkig und nebelig. | Asphyxie |
| Am selben Tag 12 ^h mittags | es wurde gleich sonnig | die Tiere gingen von Asphyxie zu Dyspnoë über |
| Am selben Tag 3 ^h nachm. | sonnig | Dyspnoë |
| Am selben Tag 5 ^h nachm. | Wolken und Dämmerung | asphyktisch |
| Am 3. X. 1 ^h nachm. | sehr wolkig | asphyktisch |
| Am selben Tag 2 ^h nachm. | es wurde gleich sonnig | die Tiere gingen von Asphyxie zu Dyspnoë über |
| Am selben Tag 2 ^{20h} nachm. | wolkig | die Tiere gingen von Dyspnoë zu Asphyxie über |
| Am selben Tag 3 ^h nachm. | wolkig | Asphyxie |
| Am 4. X. | wolkig und die Gardinen heruntergezogen | Asphyxie |
| Am 5. X. 1 ^h nachm. | vorher wolkig, es wurde sonnig | die Tiere gingen sofort von Asphyxie zu Dyspnoë über |
| Am selben Tag 5 ^h nachm. | Dämmerung | Asphyxie |
| Am 6. X. | ›schlechtes Licht› | Asphyxie |
| Am 7. X. 12 ^h mittags | ›gute Lichtverhältnisse› | Dyspnoë |
| Am selben Tag 5 ^h nachm. | Dämmerung | Asphyxie |
| Am 8. X. 12 ^h mittags | wolkig | Asphyxie |
| Am 9. X. 11 ^h vorm. | ›gute Lichtverhältnisse› (die Algenflora reich ausgebildet) | Dyspnoë, die nicht wie vorher von maximalem Typus war, sondern mehr eupnoisch |
| Am selben Tag; später | ›nicht besonders gute Lichtverhältnisse› | noch Dyspnoë |
| Am selben Tag 6 ^h nachm. | dunkel | Asphyxie |

Weiter habe ich keine Aufzeichnungen gemacht bis zum 12. X., wo ich das Experiment unterbrach und dabei notierte, »dass die Beobachtungen der letzten Tage dasselbe Resultat ergeben haben«. Jedoch war, wie schon aus dem Protokoll für d. 9. X. zu ersehen ist, das Umschlagen im einzelnen Fall nicht so scharf wie vorher, infolge der reicheren Entwicklung der Algen.

Wie man ohne weiteres sieht, repräsentiert dieses Experiment keine genauere stündliche Beobachtungsserie mit bestimmt angegebener Lichtstärke. Dazu war die Zeit zu knapp. Aber es beweist doch zur Genüge die vollständige Parallelität zwischen der Beleuchtung und der Reaktion der Tiere bei Vorhandensein von Algen.

Als ein weiteres Resultat kann verzeichnet werden, dass das Experiment die drohenden Folgen einer eventuellen Anwesenheit von Algen demonstriert. Wir haben gesehen, welch ein schwieriger Faktor die O_2 -Zehrung ist. Die Assimilation der Algen ist ein Faktor, der entgegengesetzt wirkt, aber der noch schwieriger zu berechnen ist. Ich habe die ganze Zeit diese eventuelle Fehlerquelle im Auge behalten, weswegen ich auch das Experimentgefäss dann und wann sorgfältig gewaschen und den Schlamm in den Kulturen gewechselt habe. Bei Experimenten, welche lange Zeit und grosse Ruhe erforderten, habe ich so weit wie möglich das Licht durch Kartonschirme ausgeschlossen und ferner als Standort den dunkelsten Teil des Laboratoriums gewählt.

Weiterhin ist das Ergebnis von Bedeutung, dass die Möglichkeit, diese Periodizität zu konstatieren ein Beweis für den bereits erwähnten eigentümlichen, diskontinuierlichen Verlauf der respiratorischen Kurve an der Grenze von Dyspnoë und Asphyxie ist. Hätte diese Diskontinuität nicht existiert, sondern wäre der Unterschied von geringeren Dimensionen gewesen, so wäre es unmöglich, wenigstens ohne weiteres, bemerkbare Reaktionen zu konstatieren. Bei *Tubifex*, der in diesem Experiment zur Anwendung kam, verstärkt sich ausserdem die Reaktion in hohem Grade dadurch, dass die Tiere bei Asphyxie auch »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung« zeigen, sich dagegen bei nicht zu stark ausgeprägter Dyspnoë im Schlamm normal orientieren, oder wenigstens dauernd keine Lokomotionen oberhalb der Schlammoberfläche zeigen.

Als ein letztes wichtiges Moment demonstriert dieses Experiment in auffallender Weise die in respiratorischer Beziehung äusserst grosse Labilität, die in dem Milieu der episapropelischen Fauna herrscht. Diesen Umstand habe ich schon vorher betont, und dabei noch besonders hervorgehoben, welch grosse Wirkung gerade diese Labilität auf die Anpassungen der zugehörigen Fauna haben muss. Es ist ja leicht zu verstehen, dass die Experimentobjekte, wenn es gilt, das Milieu aktiv auszunützen, eine grosse Resistenz gegen O_2 -Mangel haben müssen. Die Eigentümlichkeit des Mediums, welche dieses Experiment demonstriert, ist als eine »temporäre Labilität« zu bezeichnen. Nun will ich keineswegs behaupten, dass diese täglichen Unterschiede als allgemeine Regel vorkommen; jedenfalls gibt es annuelle Variationen, welche sich gerade in den von NAUMANN beschriebenen Successionen im Wasserleben zeigen. Streng ge-

nommen sind auch diese Successionen, genau so, wie die vorher behandelten, täglichen Periodizitäten: eine Folge der Labilität des Mediums.

Durch O₂-Mangel hervorgerufene Störungen in der Nahrungsaufnahme.

Ich habe bereits darüber berichtet, dass bei niedriger O₂-Spannung die *Tubificiden* und auch *Lumbriculus* konstant den Darm von früher aufgenommenem Detritus entleeren und dann aufhören Detritus abzusetzen. Diese Eigentümlichkeit geht mit Rücksicht auf die *Tubificiden* klar hervor aus Tab. IX. Das entsprechende Experiment war folgendermassen angeordnet: Die Experimentkulturen waren um-

TABELLE IX.

| | | 1919 | | | | | | | | |
|-------|---|------------------------------|------------------------------|------|------------------------------|-----|------------------------------|-----|------------------------------|------|
| Dat. | | ²⁸ / ₉ | ³⁰ / ₈ | | ¹ / ₁₀ | | ² / ₁₀ | | ³ / ₁₀ | |
| Ewz. | | 0 | 1360 | 0 | 1275 | 0 | 1405 | 0 | 1345 | 0 |
| Temp. | | 13 | 13 | 13,5 | 13,8 | 15 | 14,5 | 16 | 14,5 | 15,9 |
| L. | Nr 1 (0,016) | | 0,027 | | 0,019 | | 0,008 | | 0,006 | |
| | Nr 2 (0,021) | | v. D. | | 0,026 | | 0,042 | | 0,025 | |
| | Nr 3 (0,022) | | 0 | | 0 | | 0,017 | | 0,005 | |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | — | 3 | 10,3 | 7,9 | 8,2 | 5,4 | 5,7 | 4 | 5,2 |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | — | 4,4 | g | 3,8 | 1,3 | 4 | 1,9 | 3,5 | 3,5 |

Forts.

| | | 1919 | | | | | | |
|-------|---|------------------------------|------|------------------------------|------|------------------------------|------|-------|
| Dat. | | ⁴ / ₁₀ | | ⁵ / ₁₀ | | ⁶ / ₁₀ | | |
| Ewz. | | 1350 | 0 | 1285 | 0 | 1135 | 0 | 240 |
| Temp. | | 14,9 | 15,4 | 15 | 15 | 14,3 | 15 | 15 |
| L. | Nr 1 (0,016) | 0,022 | | 0,019 | | 0 | | w. D. |
| | Nr 2 (0,021) | 0,018 | | 0,008 | | 0 | | 0 |
| | Nr 3 (0,022) | 0,015 | | 0,011 | | 0 | | w. D. |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | 1,3 | 2,1 | 0,04 | 0,25 | 0 | 0,73 | 0,04 |
| | Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 6,5 | 2,8 | 5,2 | 6,4 | 7,6 | 6,8 | — |

Die Werte des Experiments, in welchem die von den Tieren unter verschiedenen O₂-Konzentrationen abgesetzte Detritusmenge (in der Tabelle in gr. angegeben) bestimmt wurde. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; v. D. = viel Detritus; w. D. = wenig Detritus; g. = geringe Menge von CO₂. Die Zahlen in () nach der Nr. des Tieres = dessen Gewicht in gr. Übrige Bezeichnungen wie in den vorigen Tabellen (s. Tab. II. S. 55).

gekehrt orientiert (s. Fig. 23), wobei die Mündungen der Röhren mit Stramin überbunden waren. Wie ich schon früher beschrieben habe, orientieren sich die Tiere unter diesen Bedingungen mit dem Hinterkörper nach unten, ganz auf dieselbe Art und Weise, wie sie sich unter normalen Verhältnissen mit dem Hinterkörper nach oben orientieren. Der Stramin bot hierbei kein Hindernis, da er ziemlich weitmaschig war. Der Detritus, den die Tiere jetzt abgaben, fiel auf den Boden des Aquariums und wurde da, getrennt für jedes Tier, auf Uhrgläsern aufgefangen. Dieser Detritus wurde im Trockenschrank getrocknet und dann gewogen. Es ist zu bemerken, dass ein neues Uhrglas in das Experimentgefäß eingeschoben wurde, sobald das alte für die Analyse herausgenommen war. Es waren diesmal *Limnodrilus*-Individuen mit denen experimentiert wurde. Die zugehörige Tabelle zeigt, wie die Tiere anfangs grosse Mengen von Material absetzten, aber damit bei einer O_2 -Konz. von $0,04 \text{ cm.}^3 \text{ pr. l.}$ ganz aufhören. Dieses Sistieren geschieht plötzlich, d. h. ein graduelles Abnehmen, im Zusammenhang mit der abnehmenden, in der Wasseranalyse bestimmten O_2 -Konzentration, ist nicht zu bemerken. Die abgesetzte Detritusmenge wechselt zwar mit den verschiedenen O_2 -Konzentrationen, aber diese Variationen gehen auf und nieder und sind verschieden bei verschiedenen Tieren; es existiert hierbei offenbar kein direkter Zusammenhang. Die betreffenden Fluktuationen in der Detritusabsetzung können andre Ursachen als Veränderungen in der O_2 -Konzentration haben¹. Aber das *Aufhören der Detritusabsetzung bei O_2 -Mangel* setzt bei allen Exemplaren gleichzeitig ein, einerlei, welchen Umfang diese Funktion vorher hatte, und dieses Sistieren in der Nahrungsaufnahme hält an, solange sich der O_2 -Mangel geltend macht. Es ist infolgedessen klar, dass in diesem Fall ein bestimmter Zusammenhang besteht zwischen Veränderungen in der Nahrungsaufnahme und Veränderungen in der O_2 -Konzentration.

Jedoch die Feststellung der spezifischen O_2 -Konzentration, welche die Grenze bildet für die Fähigkeit der Tiere, Nahrung aufzunehmen, ist keineswegs leicht. Ich habe bereits eine Eigentümlichkeit des Mediums berührt, nämlich die äusserst schnelle O_2 -Zehrung, besonders wenn man sich bei der Experimentanordnung eines Holzklotzes bedient. Das war der Fall in diesem Experiment, wo ich einen solchen benutzte, um die Kulturen in nach unten gekehrter Lage zu halten. Geht die

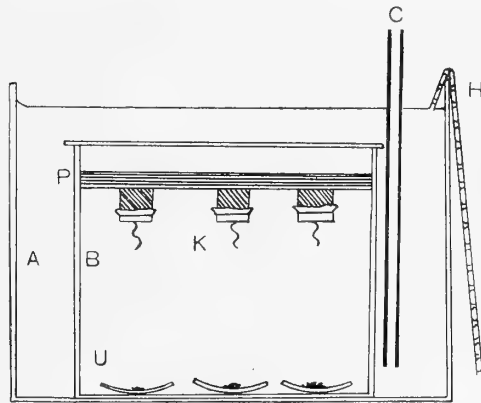


Fig. 23.

A = Aussengefäß; B = Experimentgefäß;
K = Experimentkulturen; C = Wasserhahn;
H = Heber; U = Uhrgläser; P = Holzplatte.

¹ Zu bemerken ist jedoch, dass die O_2 -Konzentration in jedem Partialexperiment schnell abnahm, und um gute experimentelle Resultate zu bekommen, wäre gerade ein langsames Abnehmen nötig gewesen.

O₂-Zehrung schnell vor sich, so wird die Grenze nach unten verschoben, weil es eine gewisse Zeit nimmt, bis die Tiere den Darm entleert haben. Im übrigen ist es nicht klar, inwieweit der Hemmungsprozess reflektorisch geschieht, oder ob er abhängig ist von einer allgemeinen und langsam verlaufenden Zustandsveränderung. Auf Grund der genannten Ursachen kann es sein, dass die Grenzkonzentration, welche das betreffende Experiment gab (0,04 cm.³ O₂ pr. l.), viel zu niedrig ist. Denselben Fehler hat das Experiment, welches Anlass zu Tab. V. (S. 79) gab, wo die Kulturen gleichfalls an einer Holzplatte befestigt waren. Hier fuhren sie fort, Detritus abzusetzen¹, noch bei einer Konzentration von 0,08 cm.³ O₂ pr. l.

Um die Minimumgrenze zu bestimmen, kann man nach 2 Prinzipien vorgehen. In dem einen Fall benutzt man die kontinuierlich verlaufenden Konzentrationsänderungen, wie sie gerade hier bei der O₂-Zehrung vorliegen. Dann darf aber diese nicht zu schnell verlaufen, sondern die Tiere müssen Zeit haben, sich den Konzentrationsverminderungen anzupassen. Ich habe in verschiedenen O₂-Experimenten besonders auf die höchsten O₂-Werte geachtet, wenn die Tiere aufhörten Nahrung aufzunehmen, dadurch dass ich aus eben angeführten Gründen davon ausging, dass solch hohe Werte angeben, dass die Tiere mit ihrem Anpassungsvermögen der O₂-Zehrung folgen konnten. In Experimenten dieser Art fand ich, dass die O₂-Konzentration, dann, wenn die Tiere aufhörten Nahrung zu sich zu nehmen, 0,43 cm.³ O₂ pr. l. betrug.

In dem andern Fall kann man ausgehen von dem Stadium, wo die Tiere aufhören Detritus abzusetzen, und kann dann die O₂-Konzentration steigern. So erhält man zwei Grenzwerte, erstens die höchste O₂-Konzentration, bei der die Tiere noch nicht angefangen haben Detritus abzusetzen, und zweitens die niedrigste O₂-Konzentration, bei der die Tiere Detritus absetzen. Zwei solche Werte kommen gerade in der eben angeführte Tab. IX. vor. Als die O₂-Konzentration auf 0,04 cm.³ pr. l. gesunken war, wechselte ich das Wasser und setzte Wasser mit 0,25 cm.³ O₂ pr. l. zu. Die Tiere setzten keine Spur Detritus ab, hatten also nicht angefangen Nahrung aufzunehmen, obwohl sie dazu fähig waren, nachdem die O₂-Konzentration auf 0,73 cm.³ pr. l. erhöht war. Wir sehen also, dass wir die Grenze für den Umschlag der Nahrungsaufnahme der Tiere bei einer O₂-Konzentration zwischen 0,25 cm.³ pr. l. und 0,73 cm.³ pr. l. zu suchen haben. Das stimmt völlig überein mit dem Wert, den wir eben anführten (0,43 cm.³ pr. l.), welcher ja zwischen die beiden Grenzwerte fällt. Es ist klar, dass die beiden Werte theoretisch gesehen zusammenfallen müssen, d. h. das Sistieren und Einsetzen der Nahrungsaufnahme muss bei ein und derselben O₂-Konzentration stattfinden. Mit Hilfe andrer experimenteller Resultate war es sogar möglich, diese beiden Grenzwerte einander so nahe zu bringen wie 0,34—0,57 cm.³ O₂ pr. l., was ja auch mit dem vorher angeführten Werte übereinstimmt.

¹ Betr. der Detritusabsetzung habe ich weder in dieser noch in den anderen Tabellen Angaben gemacht (nur mit Ausnahme von der oben angeführten Tab. IX.).

Anfangs ging ich bei meinen Experimenten von dem Gesichtspunkt aus, dass der erwähnte Absturz vom Dyspnoëmaximum der Längenreaktion und der Rythmik, welches für diese beiden Funktionen im grossen und ganzen dasselbe ist, wenn auch das Maximum der Längenreaktion oft bei einer niedrigeren O_2 -Konzentration liegt, auch durch eine Diskontinuität betreffs der Nahrungsaufnahme charakterisiert werde. Dem entspricht bei genauer Untersuchung das Analysenresultat nicht. Während für die Länge dieser Absturz erst bei einer O_2 -Konzentration von fast $0,08$ bis $0,09$ $cm.^3$ pr. l. zu suchen ist, und das Sistieren der Rythmik, wenn es auch variabler ist, ungefähr bei derselben O_2 -Konzentration stattfindet, so ist dagegen die kritische O_2 -Konzentration für die Nahrungsaufnahme bedeutend höher, wie gesagt, $0,43$ $cm.^3$ O_2 pr. l. Das beweist, dass wir schon in einem ziemlich frühen Stadium in dem dyspnoischen Teil der respiratorischen Kurve mit inframinimalen O_2 -Konzentrationen zu rechnen haben. Betreffs *Lumbriculus*' habe ich keine nähere Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen O_2 -Gehalt und Aufhören der Nahrungsaufnahme gemacht.

Wir sehen, wie riesig schwer es ist, solche kritischen Konzentrationen zu bestimmen, und mit welcher Sorgfalt man vorgehen muss, um annähernd adäquate Werte, selbst für eine einzelne Funktion, zu erhalten. Wenn wir experimentell bestimmen wollten, wie die Beschaffenheit des normalen Milieus der Tiere numerisch zu formulieren wäre, so fürchte ich, dass es misslingen würde; denn in einem solchen Wert sind eine unglaubliche Menge von Faktoren sehr kompliziert mit einander verknüpft. Darum bin ich der Meinung, dass FEHLMANN (1917) allzuweitgehende Schlüsse aus seinen Experimenten zieht, welche ebenso wie einige von meinen eigenen nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet waren, wenn er glaubt, dass die Minimumkonzentrationsgrenzen, die er erhielt, und die dadurch bezeichnet sind, dass das Tier noch *zu leben vermag*, auch in der Natur als Grenzen gelten. Wir sehen hier, wie bereits in vielen Fällen, dass die Laboratoriumsexperimente mit den natürlichen Bedingungen schlecht übereinstimmen. Bei diesen letzteren haben wir mit der Zeit als einem mächtigen Faktor zu rechnen, während Laboratoriumsexperimente trotz aller Sorgfalt leicht einen akuten Charakter bekommen. Nichts destoweniger ist das von FEHLMANN aufgestellte System für den O_2 -Bedarf der verschiedenen Tierarten äusserst wertvoll und die dagegen gerichtete scharfe Kritik von STEINMANN und SURBECK (1918) ist, nach dem was ich wenigstens teilweise beweisen konnte (ALSTERBERG 1920), gänzlich falsch.

FEHLMANN macht mehrere Versuche, eine Reihe verschiedener Formen in sein System einzuordnen. Bezeichnend dafür, wie unbekannt eigentlich die Ökologie der Bodenformen ist, sind seine Zusammenstellungen über diese und über frei lebende Formen, ohne im geringsten zu berücksichtigen, dass die Bodenformen, trotz der Wasseranalysen, welche scheinbar ein homogen beschaffenes Medium angeben, unter ganz anderen respiratorischen Bedingungen leben. Wohin die *Tubificiden* zu stellen sind, darüber kann ich erst am Schluss dieser Abhandlung ein Urteil abgeben (S. 136).

Die Darmatmung.

Bisher habe ich die rythmischen Bewegungen und die Längenveränderungen behandelt, welche Bewegungstypen, die offenbar zusammenwirken, von respiratorischer Art sind. Ausserdem habe ich aber im Lauf der Untersuchung eine andere Vorrichtung gefunden, welche ebenfalls respiratorische Bedeutung hat. Es gelang mir nämlich bei Tieren, welche sich in Asphyxie befanden und danach in frisches, O₂-reiches Wasser gebracht wurden, einen *Darmatmungsapparat* zu konstatieren. Indessen ist es mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden, exakte quantitative Untersuchungen hierüber anzustellen, und meine diesbezüglichen Studien befinden sich immer noch in einem präliminären Stadium; doch habe ich schon eine Reihe qualitativer Ergebnisse zu verzeichnen.

Bei den *Tubificiden* öffnet sich beim Einsetzen der Darmatmung die Aftermündung, die sonst bei jeder geringsten kleinen Unruhe geschlossen ist. Gleichzeitig beginnt in dem distal oft glockenförmig dilatierten Darm eine äusserst lebhafteste, vorwärtsgerichtete Flimmerbewegung. Die Flimmerhaare¹, die nur distal vorhanden sind (bei lebenden Tieren allenthalben nur da möglich zu entdecken), machen ihre effektiven Bewegungen in proximaler Richtung, aber nicht über das ganze flimmernde Areal auf einmal, sondern in Wellen, die von der Aftermündung aus ein Stück vorwärts gehen. Gleichzeitig ist eine andere rythmische Bewegung vorhanden. Der Darm zeigt nämlich eine Serie von aufeinander folgenden Kontraktionen und Dilatationen, welche pulsierend von hinten nach vorn schreiten, in meinen Experimenten mit einer Frequenz von cirka 10 Pulsschlägen pro Minute. Die Afteröffnung und der distale, dilatierte Teil des Darmes nehmen an diesen Dilatationsbewegungen nicht teil; denn diese fangen erst etwas weiter nach innen zu an. Die bei jeder Pulsation dilatierte Strecke ist kurz und erstreckt sich ungefähr auf ein ganzes Segment, statt dessen aber finden wir viele solche aufeinander folgende Pulssysteme, die am ganzen Darm gleichzeitig anheben. Die Strecken des Darmes, welche zwischen den propulsatorischen Wellensystemen liegen, sind stark kontrahiert und haben ein vollständig verengtes Lumen.

Die Schliessbewegung der Aftermündung erfolgt nur als Reaktion auf äussere Störungen, aber diese brauchen nur minimal zu sein, um eine Wirkung auszulösen. Gleichzeitig kontrahiert sich der ganze Darm, und man kann dann weder von einer Flimmerbewegung noch von einer dilatierenden Rythmik die geringste Spur entdecken. Augenscheinlich trug die vorhergehende Asphyxie dazu bei, den Einfluss dieser Hemmungsimpulse zu dämpfen, welche sonst ausschliesslich das Verhalten der Tiere bei normaler O₂-Konzentration zu bestimmen pflegen, wenn man sie ohne

¹ Betr. der Funktion der Flimmerhaare, deren Aufgabe in dem Darm der *Oligochaeten* wenigstens in dessen *distalen* Teilen völlig unbekannt war, sagt z. B. FREUDWEILER (1905, S. 402): »Durch die Bewimperung des Darmepithels ist ausreichend für die *analwärts* (kursiv von Ref.) gerichtete Beförderung der aufgenommenen Nahrung gesorgt; zugleich werden die Cilien als Schutzapparat der zarten Darmzellen gegen die Sandpartikel des Darminhaltes funktionieren».

Schlamm mikroskopisch untersucht. Offenbar ist die Effektivität in den Hemmungsimpulsen bei der Darmatmung der *Tubificiden* der Grund, dass diese noch nicht entdeckt worden ist, trotzdem diese Tiere ziemlich oft Objekt umfassender Untersuchungen, wenn auch von anderen Gesichtspunkten aus, gewesen sind.

Mir ist es nur selten gelungen, bei Tieren, welche sich in normal O_2 -haltigem Wasser aufhielten, die Darmatmung zu konstatieren, dadurch dass ich die Tiere aus ihrem normalen Medium und Orientierung herausnahm und sie mikroskopisch auf einem Uhrglas untersuchte. Aber die genannten Wahrnehmungen sind mir erst gelungen, nachdem ich auf die Sache aufmerksam geworden war durch Untersuchungen an Tieren, welche sich vorher in Asphyxie befunden hatten.

Jedoch war es von grösster prinzipieller Bedeutung, wenigstens qualitativ, konstatieren zu können, wie die Darmatmung unter normalen Verhältnissen funktioniert. Man kann sich nämlich entweder die Sache so denken, dass dieser Darmatmungsapparat eine accessorische Bedeutung hat, indem er nur unter besonderen Verhältnissen in Funktion tritt, z. B. bei Adaptionen an normale Bedingungen nach vorhergehender Asphyxie — unter diesen Bedingungen konstatierte ich nämlich ihr Vorhandensein — oder man kann annehmen, dass die Darmatmung immer in Funktion ist; aber gerade das ist sehr schwer festzustellen. Für die letztere Deutung sprach, dass es schon makroskopisch möglich war zu konstatieren, wie die Spitze des Hinterkörpers bei normaler Orientierung des Tieres ein querabgeschnittenes Aussehen hatte. Sonst, wenn der Darm geschlossen ist, nimmt die Spitze des Hinterkörpers, wenigstens bei mikroskopischer Untersuchung, die Form eines zugespitzten Kegels an. Es galt jedoch bessere positive Beweise zu erbringen. So gelang es mir doch, die Darmatmung, selbst auf kleinen, abgeschnittenen Teilen des Tieres, zu konstatieren, wenn ich auch hierbei von Material ausging, welches sich die ganze Zeit über in gutem Wasser aufgehhalten hatte. Unter diesen experimentellen Bedingungen ist die Darmatmung besonders leicht festzustellen; denn durch die Resektion des vorderen, stark lokomotorisch beweglichen Teiles des Tieres schien den hemmenden Impulsen zum grossen Teil, wenn auch nicht vollständig, die Möglichkeit genommen, sich geltend zu machen. Besonders deutlich ist die Erscheinung an Teilen zu sehen, welche von Tieren exstirpiert werden, die sich direkt in normaler Orientierung befunden haben.

Ich konstatierte, dass die Öffnungs- und Schliessbewegungen die gleichen sind, auch bei Teilen, welche nicht unmittelbar an die Aftersegmente grenzen, welche reseziert waren. Weiterhin fand ich dass, wenn man in proximaler Richtung noch weitergeht, keine respiratorischen Darmbewegungen mehr zu konstatieren sind.

Jedoch auch gegen diese Methode können gewisse Einwände erhoben werden. Man könnte z. B. der Ansicht sein, dass gerade durch diese Beschädigung die ausserordentlichen Umstände hervorgerufen würden, die Voraussetzung wären für eine eintretende Wirksamkeit des Darmatmungsapparates, welcher in diesem Fall eine accessorische Funktion hätte. Darum war es unbedingt nötig, die Tiere mikroskopisch zu studieren, wenn sie sich in normaler Orientierung befanden. Anfangs

breitete ich den Schlamm, in welchem sich zugleich mehrere Experimentstiere befanden, in gleichmässiger Schicht auf dem Boden einer Petrischale aus und setzte so viel Wasser zu, dass sich über der Schlammoberfläche eine äusserst dünne Wasserschicht bildete. Dadurch wurden die Tiere gezwungen, eine ungefähr horizontale Stellung einzunehmen und sie hoben sich mikroskopisch als helle Bänder von dem dunklen Hintergrunde ab. Trotz allem waren jedoch die Konturen äusserst verwischt. Von der Flimmerbewegung konnte ich keine Spur erkennen, und die Darmdilatationen waren schwer zu unterscheiden, weil im Innern des Hinterkörpers auch das Rückengefäss sehr lebhaft in derselben Richtung rythmisch pulsiert, was optisch unmöglich von einer eventuell gleichzeitig vorhandenen Darmatmungsrythmik unterschieden werden konnte. Doch konnte ich auf die Existenz dieser letzteren schliessen auf Grund gewisser eigentümlicher Perturbationen im Fortbewegen der Defaekationspfiler, welche ich makroskopisch nicht erkennen konnte.

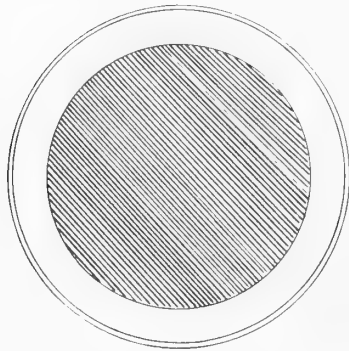


Fig. 24.

Experimentanordnung von der Seite und von oben gesehen.

Da diese Untersuchungsmethode nicht im geringsten stichhaltig ist, musste ich eine andere ausdenken. Ich füllte ein Uhrglas, in welchem sich Tiere befanden, mit Schlamm, so dass das Glas nicht nur vom Schlamm bedeckt war, sondern dieser ein wenig über die Ränder hinausragte. Darauf drückte ich gegen dies gefüllte Uhrglas eine Petrischale mit dem Boden nach unten, so dass aller überflüssige Schlamm herausgepresst wurde. Dann wurde das ganze umgedreht, und alle Schlammartikel, welche sich ausserhalb der Peripherie des Uhrglases befanden, wurden abgespült. Das Ganze nahm sich aus, wie es nebenstehende Figur illustriert (einmal von der Seite und einmal von oben, Fig. 24).

In der Petrischale war nur eine sehr dünne Wasserschicht zu finden, weshalb die Tiere, welche ohne Schwierigkeit ihren Hinterkörper unter dem Rande des Uhrglases hervorstreckten, gezwungen wurden, diesen horizontal zu orientieren. Durch diese höchst einfache Einrichtung gelang es mir, einigermaassen ein Problem zu lösen, das im Anfang unlöslich schien. Und ich glaube, dass ich hierdurch mehrere Erscheinungen werde studieren können, welche vorher so gut wie unmöglich für eine Untersuchung waren. Es gelang mir jetzt, vollends klar zu konstatieren, dass auch bei apnoischen Tieren der Darmatmungsapparat in voller Wirksamkeit ist, sowohl was die Flimmerbewegung, wie was die propulsatorischen Dilatationen des Darmes anbetrifft. Diese letztere Bewegung (betr. folgender Beschreibungen s. Fig. 25) geht, wie gesagt, von einem Punkt nahe der Aftermündung aus, und erstreckt sich sehr weit nach vorn, wenigstens soweit es möglich ist dem Phänomen zu folgen (d. h. zu verfolgen war es bis zur Schlammoberfläche). Weiter konnte ich feststellen, dass bei Tieren, denen man kurz vorher allzu grosse Teile der distalen Region extirpiert hatte, keine Darmatmung oder Flimmerbewegung existierte. Das hatte ich bereits, bei

den oben dargelegten Exstirpationsexperimenten beobachtet, aber weniger Gewicht darauf gelegt, weil die Technik im allgemeinen bei den dbzgl. Experimenten keine einwandfreien Resultate liefert.

Durch die neue Anordnung wurde es auch möglich den Blutkreislauf zu studieren; doch ist nichts besonderes dabei zu erwähnen, höchstens, dass der bereits besprochene, terminale Sinus unter normalen Verhältnissen kaum zu bemerken ist. Auch existiert eine bestimmte Metachronie zwischen der Rythmik des Darmatmungsapparats und der des Rückengefässes. Jedoch kann der Darmatmungsapparat bei jederlei Hemmungen ausser Funktion sein, währenddessen das Rückengefäss die pulsierenden Bewegungen zeigt.

Ausserdem fand ich es wichtig, zu konstatieren, ob der hier beschriebene Darmatmungsapparat auch bei rythmisch schwingenden Tieren funtioniert. Dies ist äusserst

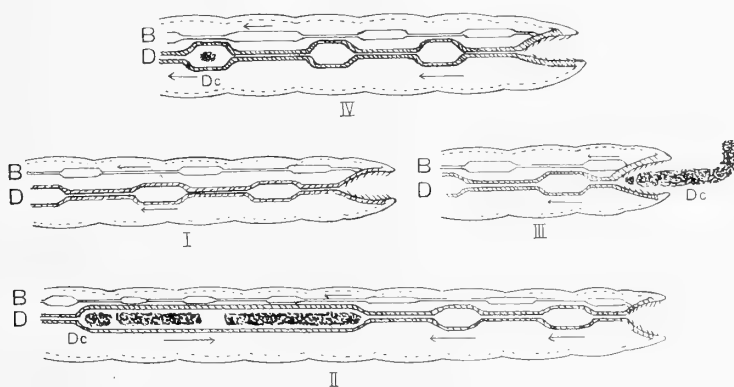


Fig. 25.

Die Darmatmung in verschiedenen Phasen schematisch. I. Normale Darmatmung. II. Defaekationsstadium; die Detritussäule wegen Raummangel zu kurz. III. Die gleich nach Defaekation beginnende Darmatmung. IV. Die Flimmerhaare haben ein kleines Detritusfragment ergriffen und transportieren es zurück.

B = Rückengefäss; D = Darm; Dc = Defaekationssäule; die Pfeile bezeichnen die Richtung der Pulsationen.

schwierig, auch wenn die Bewegung, wie es hier der Fall war, auf eine horizontale Ebene eingeengt ist. Dabei musste ich meine Beobachtungen auf den basalen Teil des Tieres, der an der Schlammoberfläche fixiert ist, einstellen. Die Feststellung, dass dieser Apparat auch unter den betreffenden Umständen funktioniert, gelang mir einerseits direkt, sowie auch indirekt, durch die schon erwähnten Perturbationen in der Exkrementabsetzung, die, wie es sich zeigte, und ich gleich beschreiben werde, in Zusammenhang mit der propulsatorischen Rythmik stehen.

Es ist damit klar, dass der Darmatmungsapparat während des ganzen rythmischen Stadiums der O_2 -Kurve funktioniert, also auch ganz sicher in den dyspnoischen Zuständen, welche sich ja nur graduell von dem eupnoischen Zustand unterscheiden. In diesem Zusammenhang haben wir uns zu erinnern, wie der Detritustransport

beim Eintritt des typisch dyspnoischen Stadiums aufhört. Ich bin geneigt zu glauben, dass dieses Sistieren wahrscheinlich eine Darmatmungsdyspnoë ist, die sich darin manifestiert, dass grössere Regionen des Darmlumens, die normalerweise der Nutrition dienen, nun in das respiratorische Gebiet einbezogen werden. Dagegen ist es unmöglich, im Voraus ein Urteil über das aspyktische Stadium in dieser Hinsicht zu fällen.

Es bestand jedoch immer noch ein grosses Rätsel: wohin ging das aufgenommene Wasser? Durch den Oesophagus konnte es nicht gehen; denn unter normalen Bedingungen versperren proximal im Darm fast immer grosse Mengen Detritus den Weg. Ausserdem befindet sich zuvorderst im Darmkanal der *Tubificiden* ein äusserst reich und kräftig entwickelten Flimmersystem, dessen Haare sich, wie ich direkt konstatieren konnte, in distaler Richtung bewegen. Über diese Frage erhielt ich Aufschluss bei einem Studium der Detritusabsetzung unter den genannten experimentellen Bedingungen. Ich habe schon einmal berichtet, wie die Detritussäule bei der Defäkation mit grosser Geschwindigkeit nach hinten geht. Ich hatte mich schon vorher bei mikroskopischer Untersuchung darüber gewundert, dass es nicht möglich war, nach hinten verlaufende, rythmische Wellen zu konstatieren bei diesem Prozess, der in sehr hohem Grade mit der Wirksamkeit des respiratorischen Apparates interferieren muss. In der Tat oscilliert der distale Teil der Defäkationssäule hin und her im Takt mit den respiratorischen, propulsatorischen Wellen, die jedoch sich nicht über den mit Detritus gefüllten Teil des Darmes erstrecken. Doch wandert er ohne Unterbrechen in distaler Richtung, auf Grund einer Pressung von konstantem, nicht rythmischem Charakter. Sieht man genauer zu, so wird man finden, dass die Defäkationssäule nach hinten gleitet, während der Darm, sogar bis zu einem gewissen Grade rundherum, dilatiert ist und nur proximal, gleich in der Nähe der Säule, eine distalwärts schreitende Verengung zeigt (s. Fig. 25, II). Diese Verengung hat offenbar zur Aufgabe, die ganze Säule hervorzupressen, und wenn diese hier und da auch durch grössere Lücken unterbrochen ist, so sind doch an diesen Stellen keine Verengungen zu finden, sondern auch hier ist der Darm dilatiert. Die Lösung dieses Rätsels liegt ganz einfach darin, dass das Tier, das durch die Respiration eingepumpte Wasser zugleich mit dem Defäkationsmaterial hinauspresst. Darum ist die ganze Defäkationssäule von einer Wasserschicht umgeben.

Der Impuls zu dieser Pressung lässt jedoch in der Regel nach, kurz bevor alles Detritusmaterial hinaus transportiert ist; ich sah, wie der letzte Rest der Detritussäule von der nun nach der vollständigen Hemmung äusserst heftig einsetzenden propulsatorischen Rythmik oft ergriffen und mit grösster Geschwindigkeit nach vorn transportiert wurde (s. Fig. 25, III u. IV). Man könnte vielleicht durch die letzteren Tatsachen geneigt sein anzunehmen, dass der von mir beschriebene Darmatmungsapparat in der Tat keine respiratorische Bedeutung habe, sondern nur dazu bestimmt sei, Wasser für den Detritustransport einzupumpen. Einerseits habe ich aber die Darmatmung bei Tieren beobachtet, die nach einer vorhergehenden Asphyxie noch

keine Nahrung aufgenommen hatten, und ebenso bei einzelnen Hinterkörperfragmenten, ohne Detritusinhalt; andererseits ist ihr Aussehen derartig, dass man sich in ihrer Funktion nicht irren kann.

Wie das Wasser bei Tieren, die keinen Detritus enthalten, z. B. bei Dyspnoë, heraustransportiert wird, habe ich nicht studiert. Ich bin geneigt zu glauben, dass die scharfen distalwärts verlaufenden Ösen und Biegungen, die die dyspnoischen Tiere oft zeigen zur Aufgabe haben, das bei der Respiration aufgenommene Wasser hinauszupressen; dies scheint mir besonders plausibel, weil diese Bewegungen jenen gleichen, die das Tier bei der Defaekation ausführt.

In bezug auf den eben beschriebenen Darmatmungsapparat gibt es keine Unterschiede zwischen *Tubifex* und *Limnodrilus*. Es gelang mir ausserdem auch bei *Lumbriculus* einen Darmatmungsapparat von demselben Typus zu konstatieren; zudem war er für Untersuchungen in mehreren Hinsichten leichter zugänglich, weil *Lumbriculus* keine oscillierende Rythmik zeigt. Jedoch existiert ein Unterschied darin, dass die Darmdilatationen sehr leicht, auch bei geringfügigen Beunruhigungen, ganz verschwinden. Bei Defaekation, wobei die Säule kürzer als bei den *Tubificiden* ist, sind die respiratorischen Wellen, wenn auch vorhanden, so doch kleiner als gewöhnlich, und bei den Kontraktionswellen wird das Darmlumen nicht vollständig verengt. Dabei erstrecken sich die Respirationswellen auch über die Defaekationssäule und über die Transportwelle derselben, wobei ziemlich verwickelte Bewegungen vorkommen. Auch ist keine Metachronie zwischen der pulsierenden Rythmik des Darmes und der des Rückengefässes vorhanden, sondern diese beiden Erscheinungen sind ganz unabhängig von einander. Sonderbar sind die Pulsationen des letzteren. In der Hinterkörperspitze, besonders wenn diese von einem Regenerat repräsentiert wird, sieht man, dass die Frequenz mehrfach höher ist als ein Stück davon entfernt in proximaler Richtung. Oft hören die vorwärts schreitenden Kontraktionen plötzlich auf, weswegen die Rythmik an der Grenze zwischen dem Regenerat und dem übrigen Teil des Tieres nicht ganz regelmässig wird. Das Aufhören der Kontraktionen geschieht jedoch nicht an demselben Punkt sondern einige hören mehr distalwärts, andere weiter vorne auf.

Darmatmung ist auch typisch für *Nais elinguis*, die zudem leichter zu beobachten ist; denn da *Nais* normalerweise frei in Wasser lebt, bleiben die Darmatmungsbewegungen auch bei einfacherer Technik nicht aus unter mikroskopischen Bedingungen. Die respiratorischen Darmwellen erstrecken sich über das ganz Verdauungsrohr, einbegriffen der Teil, den VEJDOWSKY (1884, Taf. II) »magenartige Erweiterung des Oesophagus« nennt, proximal jedoch bleibt letzterer dabei geschlossen. Ich will hinzufügen, dass der Darmatmungsapparat der *Tubificiden* gerade dem der *Naiden* vollkommen gleicht, und ich bin der Ansicht, dass ein genaueres Studium dieser letzteren sehr aufklärend betreffs der ersteren sein würde. Eine eigentümliche Modifikation dieser Darmatmung gibt es bei *Dero*, einer Gattung der *Naiden*. Die zugehörigen, röhrenbauenden Arten, von denen ich eine in der Gegend von Lund gefunden habe, stülpen aus dem Innern des Darmes ein Anhängsel heraus, welches

nach ŠTOLC (berichtet von BABÁK 1912, S. 298) respiratorische Bedeutung hat. Sehr interessant sind in dieser Hinsicht auch die Angaben von MICHAELSEN (1915) betreffs der von den *Tubificiden* ganz verschiedenen Gattung *Alma*. Die hierhergehörigen Tiere, im allgemeinen von grossem Kaliber, sind zweifellos auf dieselbe Art orientiert wie die *Tubificiden* (MICHAELSEN l. c., S. 288 betreffs *A. eubranchiata*; VEJDOVSKÝ 1884, S. 63 betreffs *A. nilotica*). Diese morphologischen Eigentümlichkeiten (MICHAELSEN l. c., S. 293 betreffs *A. Schultzei*), die nicht anders zu deuten sind, als dass sie einer Darmatmung dienen, würden wohl dieselbe Anpassung zeigen, wie die *Tubificiden* (diese Abh. S. 129). Über eine Darmatmung bei den übrigen *Oligochæten* ist uns nichts bekannt. Es ist jedoch möglich, dass es eine solche bei den meisten aquatilen *Anneliden* gibt. WINTERSTEIN (1912, S. 69) nimmt sogar an, dass »möglicherweise auch bei den landbewohnenden *Anneliden* die Darmatmung eine Rolle spielt».

Auch bei den *Polychæten* ist mehrmals bei anatomischen Untersuchungen Darmatmung konstatiert worden. Besonders interessant in dieser Beziehung müssen die von EISIG (1887) anatomisch sehr genau untersuchten *Capitelliden* sein. Bei diesen ist es, wie bei den Seeigeln, ein eigens ausdifferenzierter Teil des Darmes, welcher als respiratorisches Organ fungiert. Besonders ausgeprägt ist dieser Darmatmungsapparat bei *Capitella*, welche im Gegensatz zu den übrigen Mitgliedern dieser Familie keine Kiemen hat.

Auch bei den *Chironomiden*-Larven ist J. SCHNEIDER (1904) geneigt, eine Darmatmung anzunehmen; er glaubt, dass die im Rectum dieser Tiere zeitweise auftretenden starken Kontraktionen bei ihrer Atmung wirksam seien, indem durch sie das durch den Mund aufgenommene Wasser durch die Aftermündung hinausbefördert wird. Ich halte dies für ausgeschlossen; denn wie wäre es unter solchen Umständen möglich, dass bei einer Karminfütterung die Darmflüssigkeit der Tiere so stark rotgefärbt werden könnte von dem Karmin, das von mehreren hierhergehörigen Arten (mit Ausnahme von *Tanyppus*) verschluckt und, wie es auch bei *Capitella* der Fall ist (EISIG, 1879), eigentümlicherweise sofort gelöst wird. Ich hatte auch Gelegenheit, bei derartig gefütterten Tieren und auch bei *Tanyppus*, der, nach SCHNEIDER, als Beobachtungstier in dieser Hinsicht besonders geeignet war, die erwähnten Kontraktionen zu beobachten; sie treiben den Darminhalt hin und her, ohne dass etwas davon hinaus transportiert wird, was ja betreffs *Chironomus* unter diesen experimentellen Bedingungen sehr leicht zu kontrollieren war. Auch Tiere in Dyspnoë, ausgeprägt dadurch, dass die Tiere teilweise oder ganz den Schlamm verlassen, um die Wasseroberfläche aufzusuchen, und in Asphyxie, wobei sie erlähmt am Boden des Gefässes liegen bleiben, habe ich beobachtet, ohne von einer derartigen respiratorischen Rythmik etwas gesehen zu haben. Dagegen ist es möglich, dass der Vorderteil des Darmes diese Aufgabe hat; denn unter gewissen experimentellen Bedingungen, z. B. Vergiftungen und Asphyxie, habe ich konstatiert, dass ihre Mundteile sich rythmisch bewegen. Die Funktion der einzelnen Mundteile der *Chironomiden*-Larven ist gänzlich unbekannt, weswegen in einer solchen Lösung der Frage nichts unerwartetes stecken könnte.

Auch bei den *Chironomiden*-Larven sistiert bei O₂-Mangel die Nahrungsaufnahme, aber mit dem Unterschied, dass der Darm nicht wie bei den *Tubificiden* und *Lumbriculus* entleert wird. Diese Tatsache, dass in dem Darm das vorher aufgenommene Material, auch bei dem an O₂-Mangel sterbenden Tier, liegen bleibt, stimmt damit überein, dass der Darm der *Chironomiden*-Larven keine respiratorische Funktion hat. Bei den *Tubificiden* und *Lumbriculus* dagegen, wo dies der Fall ist, wird ja bei dem überhandnehmenden O₂-Mangel der Darm ganz entleert.

Darmatmung oder Hautatmung? Möglicherweise beide?

Eine Frage, die jetzt notwendig gelöst werden muss, ist die Rolle der Darmatmung und ihr Verhältnis zu einer supponierten Hautatmung. Sie ist schwer zu beantworten, weil es sich hier um Dinge handelt, die infolge der geringen Grösse und hypersensiblen Natur der *Tubificiden* für direkte Experimente beinahe unzugänglich sind. Da müssen wir zu Hilfe nehmen, was die Anatomie dieser Tiere hierüber lehrt. Indessen beabsichtige ich in diesem Kapitel nicht die aufgestellte Frage vollständig zu beantworten, sondern ich will nur die Tatsachen näher präzisieren, auf die wir Beziehung nehmen müssen. Die Antwort auf die Frage wird erst weiterhin gegeben.

Rein äusserlich gesehen, würde man ohne weiteres glauben, dass die Bedeutung der Darmatmung unter allen Umständen äussert gering sei. Die Tiere verändern ihre Länge und weisen rythmische Bewegungen auf, und zwar so, dass wir ohne weiteres annehmen könnten, dieser ganze rythmische Apparat habe beinahe allein den Bedarf der Hautatmung zu decken, besonders da wir wissen, dass gerade durch diese Rythmik Wasser von höher gelegenen, O₂-reicheren Schichten nach unten gepumpt wird.

Wenn auch die beschriebenen Längenveränderungen und die Funktion der schlängelnden Bewegungen nicht vorher untersucht waren, so hat man jedenfalls den letzteren bei diesen und ähnlichen Arten nur den Dienst der Hautatmung zugeschrieben (cfr. z. B. EISIG 1887, S. 583). VEIDOVSKÝ beschreibt ein capilläres Blutgefässsystem im Hautmuskelsack von *Limnodrilus Hoffmeisteri* (1884, S. 117): »Es ist kaum nothwendig besonders zu betonen, dass dem integumentalen Gefässnetze nur die respiratorische Function zugetheilt wird; die Wasser- und Schlammbewohnenden *Oligochaeten*, zu welchen vornehmlich die *Naidomorphen*, *Tubificiden* und *Criodrilus* angehören, sind mit dem vorderen Körperende im Schlamm vergraben und bewegen nur die hinteren Körpersegmente frei im Wasser, um zu athmen«. In derselben Weise äussert auch BEDDARD (1895, S. 74): »The integumental blood plexus shows a gradual increase in complexity as we pass from the higher to the lower forms. It is, as already stated, entirely absent in the *Euchytraeidae* and the *Aphaneura*. The first traces (kurs. v. Ref.) are to be found in *Limnodrilus*, where the lateral commissural vessels give of (in *Limnodrilus Hoffmeisteri* at any rate) a bunch of small

vessels which seem to end caecally in the skin». Über die selbe Sache sagt derselbe Verfasser auch später (l. c., S. 75, 76), dass »*Limnodrilus* is furnished with apparently caecal vessels, which terminate between the epidermic cells¹ — — The efficiency of the skin as a branchial organ must be largely increased by the penetration of the capillaries into the outermost layers». Es fehlt indessen dieses integumentale und intraepitheliale Blutgefässnetz bei *Tubifex* gänzlich, und ist auch bei *Limnodrilus* trotz allem nicht besonders entwickelt; denn BEDDARD selbst benennt das Vorkommen bei dieser letzteren Art nach dem, was vorhin zitiert wurde und weiterhin aus einer tabellarischen Zusammenstellung zu ersehen ist (l. c., S. 230) mit »traces». Bei den *Tubificiden* ist überhaupt, wenn man von einigen, auch in anderer Beziehung aberranten Typen absieht, das negative in dieser Hinsicht sehr bemerkenswert, wie BEDDARD auch in einer früheren Abhandlung (BEDDARD 1892, S. 334) nachdrücklich betont: »The aquatic *Oligochaeta* are, as a rule, not provided with an integumental blood-plexus». Als Ursache für diese Eigentümlichkeit nimmt er ihre kleine Grösse an (1895, S. 82). Nachdem BABÁK (1912, S. 298) die aberranten *Tubificiden*-Typen mit reich ausgebildetem, integumentalem Blutgefässplexus beschrieben hat, macht dieser einen Trugschluss, indem er als Erklärung sich auf unaufgeklärte Dinge beruft: »Nahe verwandte Arten, bei denen kein Bedürfnis solcher intensiven Hautatmung besteht, entbehren des reich entwickelten Blutgefässsystems in der Haut»².

Damit sind wir aus anatomischen Gründen zu einer fast negativen Schlussfolgerung betreffs einer Hautatmung bei den *Tubificiden* gekommen. Aber auch experimentelle Tatsachen sprechen gegen die Annahme einer effektiven Hautatmung als Lebensbedingung für diese Tiere, so z. B., dass die Tiere bei sehr hoher O₂-Konzentration den Hinterkörper nur zu einer minimalen Höhe von ungefähr 0,5 mm. aus dem Schlamm herausstecken. Wir haben, wie bereits gesagt, Grund anzunehmen, dass der O₂ des Wassers die Schlammoberfläche nicht tiefer zu durchdringen vermag, als höchstens bis auf ein oder zwei mm., also bis durch die Schicht, wo wir die *Beggiatoen* finden, welche die Grenze zwischen der aeroben und anaeroben Schicht angeben. Anzunehmen, dass eine hautatmende Zone von bloss 0,5 mm. für den respiratorischen Bedarf der Tiere ausreichen sollte, ist einfach absurd, da wir ausserdem wissen, dass in dem 0,5 mm. dicken Wasserlager die untere Schicht, unmittelbar über der Schlammoberfläche, an hochgradig ausgeprägter O₂-Armut leiden muss. Unter solchen Umständen wäre es sicher für das Tier notwendig gewesen, die Hinterkörperspitze mit branchialen Bildungen bedeckt zu haben, wie es tatsächlich bei einigen aberranten *Tubificiden* (*Branchiura*, *Hesperodrilus*) der Fall ist. Damit ist es betr. der Darmatmung der untersuchten *Tubificiden* festgestellt, dass diese wenigstens unter diesen apnoischen Bedingungen allein den respiratorischen

¹ Was ich auch auf Schnittpräparaten Gelegenheit hatte zu konstatieren.

² Interessant ist der Ausspruch von NOMURA (1913, S. 25) betr. *Limnodrilus gotoi*, dass gerade in den »posteriormost segments of the body» die in diesem Falle ausgebildeten, integumentalen Blutgefässe *nicht* vorhanden sind.

Bedarf deckt. Ferner haben wir es mit einem Widerspruch zu tun, wenn wir den Röhrenbau der Tiere betrachten. Dieser müsste ziemlich nachteilig in bezug auf eine existierende Hautatmung sein. Alle diese Tatsachen deuten dahin, dass die respiratorische Mechanik, wenigstens die Regelung derselben, so weit als möglich an das Hinterende des Tieres zu verlegen ist. Dies geht übrigens schon daraus hervor dass die *Tubificiden* nicht, wie viele *Polychaeten*, in weiten Röhrenbauten leben, die ein Durchströmen von niedergepumptem Wasser ermöglichen, sondern in sehr engen Gängen, die nur lokomotorisch peristaltische Bewegungen der Tiere zulassen. Darum müssen wir sehr vorsichtig sein, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung der Hautatmung zu bewerten.

Es ist natürlich, dass in demselben Maasse, wie wir finden, dass die Hautatmung der Bedeutung für die Tiere entbehrt, wir auch die Darmatmung höher werten müssen. Und hier sind keine anatomischen Gründe im Wege, sondern im Gegenteil sprechen diese für eine hohe Bedeutung der Darmatmungsfunktion. Bei

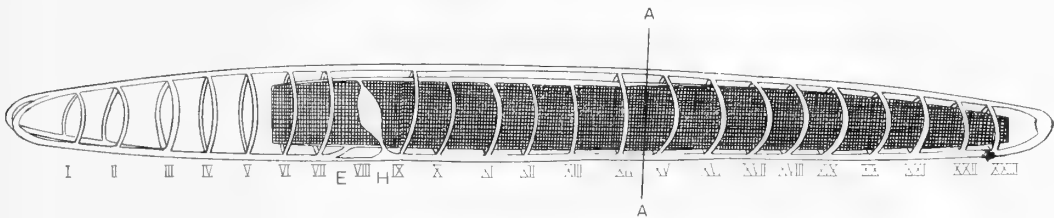


Fig. 26.

Das Blutgefässsystem von *Tubifex rivulorum*, nach Figuren und Angaben von F. MEYER (1917) schematisch. E. = Verengung des Bauchgefässes; H = Einmündungen der Herzgefässe in das Bauchgefäss; betr. Bezeichnung A—A s. Text. Darmblut sinus dunkel gezeichnet.

Die römischen Zahlen bezeichnen die Segmente.

allen *Oligochaeten* ist der Darm von einem Blutgefässplexus oder einem Blut sinus umgeben, welcher bei den niederen Typen als eine Spalte direkt unter dem Darmepithel (STERLING 1909, S. 317) liegt, der bei *Tubifex* Protuberanzen im Sinus bildet und diesem ein gekammertes Aussehen gibt (MEYER 1917, S. 212.) Proximal dürfte dessen Bedeutung in einem Erleichtern des Transportes der vom Darmepithel resorbierten Nahrungsstoffen bestehen; distal jedoch muss seine Bedeutung eine andere sein. Hier gleitet die Detritussäule mit solcher Schnelligkeit fort, so dass an eine Resorption von digeriertem Material gar nicht zu denken ist. Dagegen haben wir gefunden, dass wir in diese Zone die Darmatmung zu verlegen haben. Offenbar muss der Darm dadurch, dass sein inneren epithelialer Belag reichlich mit Blut überspült wird für diese Aufgabe besonders geeignet sein.

Dazu kommt der Umstand, dass die Anordnung des Blutkreislaufs so ist, dass die Blutmenge zum grossen Teil den Darmsinus vollständig passieren muss. Um den allgemeinen Bau des Blutgefässsystems zu illustrieren, habe ich obenstehende Figur angeführt (Fig. 26) die mit Hilfe der Angaben gezeichnet ist, welche MEYER über *Tubifex* macht. Das Bild ist schematisch, der hintere Teil ist stark verkürzt, da die Segmentanzahl hier bedeutend grösser ist.

Was den Verlauf des Blutes in den einzelnen Teilen betrifft, so ist darüber nicht viel bekannt. In den pulsierenden Gefässen ist es jedoch nicht schwer, die Richtung des Blutstromes festzustellen. Es ist also klar, dass das Blut in dem Rückengefäss gemäss der Richtung der Pulsationen nach vorn geht, ausgehend vom Ende des Hinterkörpers, wo, wie ich gefunden habe, der eingezeichnete Sinus gleichfalls unter besonderen Verhältnissen pulsierend ist. Nach dem, was MEYER angibt, und was ich für sicher halte, steht dieser Sinus in direkter Verbindung mit dem Bauchgefäss, wie ich bei Tieren in Asphyxie beobachten konnte; dagegen aber in keinem Zusammenhang mit dem Darmsinus. Sicher ist in jedem Fall, dass das Blut in dem Bauchgefäss in distaler Richtung geht. Schwerer ist es zu bestimmen, in welcher Richtung das Blut in den Verbindungsgefässen zwischen dem Rückengefäss und Bauchgefäss distal im Körper fliesst. Diese Gefässe, von denen es nur ein Paar in jedem Segment gibt, sind von ziemlich geringer Grösse und nicht pulsierend, was übrigens das Bauchgefäss auch nicht ist. Ich habe versucht, den wirklichen Sachverhalt zu erforschen durch Resektionen, indem ich das Tier in verschiedene Regionen zerschnitt. Dabei kommt keine Blutung zustande, weil sich die Gefässe an der Wundfläche stark zusammenziehen, und keine Spur von Blut durchdringen lassen. Legte ich einen Schnitt durch Tier bei A—A (s. obenstehende, Fig. 26), so konnte ich am Hinterteil des Tieres sehen, wie der proximale Teil des Rückengefässes stark durch Blut dilatiert wurde, während dasselbe Gefäss distal wenig Blut enthielt. Das gab sich auch rein makroskopisch dadurch zu erkennen, dass die Hinterkörperspitze des Tieres, die vorher gleichmässig rot gewesen war, nun nach der Resektion bleichte, während er proximal dagegen stark rot wurde. Ich nehme an, dass dieser Umstand seine Ursache darin hat, dass die vorhin erwähnten Anastomosen, das Blut unter normalen Verhältnissen von dem Bauchgefäss aufwärts zu dem Rückengefäss leiten und nicht umgekehrt. Doch scheinen sie unter den genannten experimentellen Bedingungen das Blut auch in entgegengesetzter Richtung leiten zu können, wenn auch nur mit Schwierigkeit und unter starkem Druck; denn besonders an ihrer Mündung in das Rückengefäss waren sie in hohem Grade von Blutflüssigkeit ausgeweitet. Eine ähnliche Anastomose gibt es im IX. Segment, und, in Analogie mit den andern Anastomosen, wird wahrscheinlich hier auch das Blut in derselben Richtung geleitet. Ich habe die Sache experimentell nicht entscheiden können, aber jedenfalls sind diese Gefässe von keinem grösseren Kaliber. Nach allem zu urteilen, muss also alles Blut, welches die distalen Teile des Bauchgefässes und darauf des Rückengefässes durchfliesst, auch die proximalen Teile des Tieres durchfliessen, wohin es direkt durch das genannte pulsierende Rückengefäss gelangt, welches sich, ohne Unterbrechung, bis zum vordersten Ende des Tieres erstreckt. Ganz vorn jedoch gibt das Gefäss ein Verzweigungspaar nach dem anderen ab und verschwindet schliesslich ganz, indem es sich in solch ein letztes Paar in dem vorderen Ende des Körpers auflöst. Es ist selbstverständlich, dass in diesen Verzweigungen, welche Anlass zu dem proximalen Teil des Bauchgefässes geben, das Blut von der Rückenseite aus zugeführt werden muss, um in

dem erwähnten Teile des Bauchgefässes rückwärts zu fließen. In diesem befindet sich zwischen dem VIII. und IX. Segment eine starke Verengung, und die allergrösste Blutmenge nimmt ihren Weg aufwärts durch ein Gefäss, welches einmündet in das subintestinale Gefäss, das nach MEYER'S Ansicht eigentlich nur als ein ausgedehnter Teil des Darmsinus anzusehen¹ ist. Damit ist es klar, dass die allergrösste Blutmenge diesen passieren muss, wonach sie in dem supraintestinalen Blutgefäss aufgesammelt wird, welches ebenfalls als ein erweiterter Teil des Darmsinus aufzufassen ist. Von diesem supraintestinalen Gefäss aus, fliesst dann das Blut wieder zurück, hinunter in den distalen Teil des Bauchgefässes u. a. seinen Weg nehmend durch ein Paar stark pulsierende Gefässe oder »Herzen«, welche in dem VIII. und IX. Segment liegen. Ich habe feststellen können, dass die Pulsationen der Herzen von dem supraintestinalen Gefäss in der Richtung zu dem Bauchgefäss gehen, weshalb in diesem Teil des Blutgefässsystems über die Strömungsrichtung kein Zweifel bestehen kann. Im übrigen habe ich konstatiert, dass diese beiden Gefässe die Eigentümlichkeit haben, metachronisch zu schlagen, was offenbar mit beiträgt zu dem gleichmässigen Lauf des Blutes in dem nicht pulsierenden Bauchgefäss. Hinter diesen Gefässen liegen ausserdem eine Anzahl Gefässe, die von dem supraintestinalen Gefäss zu dem Bauchgefässes gehen. Diese sind bei *Tubifex* nicht pulsierend, führen aber zweifelsohne das Blut auch in ventraler Richtung, besonders da sie homolog sind den davorliegenden Herzgefässen, was daraus hervorgeht, dass bei *Limnodrilus* ausser diesem noch ein Paar hintere, pulsierende Gefässe vorhanden sind und bei anderen *Tubificiden*-Gattungen noch mehrere Paare. Jedenfalls ist zwischen den proximalen und distalen Teilen des Bauchgefässes das intestinale Blutgefässsystem eingefügt, welches so gut wie von der ganzen Blutmasse durchlaufen wird, die von den proximalen Teilen des Tieres kommt, mit Ausnahme der geringen Menge, welche ihren Weg direkt durch die schmale Verengung nehmen kann.

Das Zirkulationssystem des Darmes fungiert demnach wie das Blutgefässsystem einer Kieme oder Lunge, wenn auch dazu in diesem Fall natürlich noch der Transport der resorbierten Nahrungsstoffe kommt. Deshalb steht nichts im Wege anzunehmen, dass die Darmatmung einen wesentlichen Teil des respiratorischen Bedarfs, oder diesen sogar ganz und gar befriedigt. Das gesagte gilt für *Tubifex*, welcher am leichtesten zu studieren ist. *Limnodrilus* und *Lumbriculus* sind in dieser Beziehung weniger zugänglich, nicht zum wenigsten auf Grund einer starken Ausbildung von den mit Chloragogen gefüllten Zellen. Dass jedoch auch die anderen *Tubificiden* ein im Prinzip gleichartiges Blutgefässsystem haben, geht klar hervor aus den Untersuchungen von BEDDARD (1895; s. besonders die nach ŠTOLC¹ kopierten Figuren S. 68 u. 72) und FUCHS (1904).

Dass die Hautatmung für den Bedarf des Tieres bei *Tubifex* nicht ausreicht,

¹ ŠTOLC, A., Monografie Ceskych Tubificidů. Morfologicka a systematicka studie. Abh. Böhm. Ges., (2) VII. Leider in Tschechisch geschrieben, und ohne Resumé in einer mehr bekannten Sprache.

kann man schon daraus entnehmen, dass die *Naiden*, welche von bedeutend kleinerem Kaliber sind, mit viel dünnerer Körperwand, und ausserdem, ganz im Gegensatz zu den *Tubificiden*, vollständig frei leben, trotzdem im Besitz einer Darmatmungseinrichtung sind. Also auch das spricht dafür, dass wir dem Darmatmungsapparat der *Tubificiden* eine grosse Bedeutung beilegen müssen.

Gegen diese letztere Bewertung kann jedoch der Einwand erhoben oder, richtiger gesagt, die Frage gestellt werden: *Was bedeuten dann die respiratorischen Kurven, die wir vorher studiert haben?* Ist es möglich, diese zu erklären und gleichzeitig zu behaupten, dass die Darmatmung soz. allein den respiratorischen Bedarf deckt? Dem gegenüber könnte man sagen: man kann sich doch auch die Möglichkeit denken, dass die Darmatmung, die bei Apnoë noch hinreichend ist, bei eintretendem O₂-Mangel von einer an Wert mehr und mehr zunehmenden Hautatmung unterstützt werden muss. Hiermit kommen wir zu der Frage nach der Bedeutung der Längenveränderungen und des rythmischen Effektes in ökologischer Beziehung.

Die folgenden Kapitel werden diese Fragen ausführlicher behandeln und schliesslich eine Antwort darauf geben, während das nun abgeschlossene Kapitel nur dazu dient, die Probleme und Tatsachen, die wir dabei berücksichtigen müssen vorläufig klarzulegen.

„Das Schlammhöhenexperiment“.

Ich habe bereits von der Konsequenz gesprochen, die die Fähigkeit des Sappels, vorhandenen O₂ zu zehren, in bezug auf die Methodik bei der Untersuchung mit sich führt: die Kulturen müssen bis zum Rande mit Schlamm gefüllt werden, weil sich sonst eine Schwierigkeit für die richtige Beurteilung der Ergebnisse der Experimente einstellt. Nicht hoch genug gefüllte Kulturen bedeuten nämlich eine Verschlechterung der respiratorischen Bedingungen, auf welche die Tiere natürlich mit mehr oder weniger ausgeprägter Atemnot reagieren.

Ehe ich weiter gehe, will ich erst einige Zahlen anführen, die vorläufig erklären können, worum es sich handelt. Die Rythmik ist hierbei am wenigsten instruktiv, und zwar deshalb, weil die Frequenz bei den beiden Arten, wenn auch nicht in demselben Maasse bei den verschiedenen Individuen innerhalb derselben Art, ziemlich ungleich ist. Dagegen demonstrieren die Unterschiede in der Hinterkörperlänge der Tiere die Verhältnisse deutlicher.

Die Zahlen, welche tabellarisch angeführt sind, stammen von einer Beobachtung vom 4. Juni 1919 um 1^{8h} nachm. und sind deshalb besonders bemerkenswert, weil ich gerade durch sie auf die oben besprochene Tatsache aufmerksam wurde. Die Temperatur betrug + 16,4° C. Das Experiment war nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet, wobei 3 Kuvetten A, B und C benutzt wurden. Aus diesem Grunde kann ich über die O₂-Konzentration nichts aussagen, die jedoch bei diesen Beobachtungen etwas höher in C zu sein schien, als in den andern Kuvetten.

| Indiv. und Art | Höhe d. Röhren- mündung in mm. | Hinterkörperlänge in mm. | Frequenz in Anzahl Beweg. pr 30'' |
|-------------------|-----------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| Kuv. A. | | | |
| Nr 1 <i>Limn.</i> | 22 | 23 | 43,8 |
| Nr 2 <i>Tub.</i> | 20 | 21,5 | 100 |
| Nr 3 <i>Tub.</i> | 17,5 | 18 | 75 |
| Nr 4 <i>Limn.</i> | 20 | 17,5 | 60 |
| Kuv. B | | | |
| Nr 1 <i>Tub.</i> | 20 | 17,5 | 75,9 |
| Nr 2 <i>Limn.</i> | 7,5 | 5,5 | 46,2 |
| Nr 3 <i>Tub.</i> | 17 | 15 | 91 |
| Nr 4 <i>Limn.</i> | 21 | 17 | 51,3 |
| Kuv. C | | | |
| Nr 1 <i>Limn.</i> | 5,5 | 8,5 | 20 |
| Nr 2 <i>Tub.</i> | 17,5 | 13,5 | 89,6 |
| Nr 3 <i>Limn.</i> | 20 | 13,5 | 61,9 |
| Nr 4 <i>Limn.</i> | 22,5 | 14,5 | 60,5 |

Nun sind bei diesen Observationen die »niedriggefüllten« Kulturen in der Mehrzahl vorhanden, das hindert aber nicht, dass man bestimmte Relationen einigermaassen deutlich in grossen Zügen sehen kann. Hieraus geht auch ziemlich deutlich hervor, dass die Länge des Hinterkörpers und die Höhe der Röhrenmündung eine bestimmte Parallelität zeigen. In einigen hier nicht beschriebenen Fällen konnten bei Tieren, die ein und demselben Experiment unterlagen, so grosse Differenzen auftreten, dass sich die Tiere sogar in maximaler Dyspnoë befanden, wenn die entsprechenden Kulturen niedrig gefüllt waren, während die Tiere in den bis zum Rande gefüllten Kulturen Apnoë zeigten. Man könnte vielleicht einwenden, dass das Tier in den niedrig gefüllten Kulturen zu wenig Platz im Schlamm hatte und deshalb nicht in demselben Grade hineinkriechen konnte, wie bei den bis zum Rande gefüllten Kulturen. Wenn man jedoch diese Tiere beobachtet, so wird man die Grundlosigkeit einer solchen Kritik einsehen. Es war einfach erstaunlich, zu sehen, wie die Tiere in dieser Beziehung einen kleinen Raum ganz ausnützen können, indem sie in einem kleinen Schlammklumpen ganz verschwinden, und bei günstigen respiratorischen Bedingungen nur die Spitze des Hinterkörpers herausstecken. Andererseits reagieren sie, auch wenn der Raum im Schlamm noch so gross war, genau wie vorher beschrieben, wenn die O₂-Zufuhr eingeschränkt wurde.

Ferner geht das Unhaltbare einer solchen Kritik noch besser aus den Experimenten hervor, die ich jetzt berichten werde, und welche von grossem theoretischen Wert sind für die volle Beleuchtung einiger Darlegungen, die ich weiter unten anführen werde. Theoretisch wäre es zwar möglich gewesen, alle Gradationen zu erhalten, von den typischen O₂-Kurven, die ich bisher beschrieben habe, bis zu dem Fall, wo die Tiere von Anfang an Asphyxie zeigten. Nun habe ich aber in

TABELLE X.

| Dat. | 18/10 1919 | | | | | 19/10 | | | | | 20/10 | | | | | 21/10 | | | | |
|---|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|----|
| | 0 ³⁰ | 1 ³⁵ | 4 ⁵ | 4 ⁵⁵ | 7 ¹⁵ | 10 ⁵ | 12 ¹⁰ | 24 | 27 ³⁰ | 32 ³⁰ | 34 ⁴⁵ | 48 ³⁰ | 51 ⁵⁵ | 55 ⁴⁵ | 59 ³⁰ | 70 ³⁰ | 76 ³⁰ | 80 ⁵ | 84 | |
| Ewz. | 15,3 | 15 | 15,2 | 15,4 | 16 | 15,2 | 15 | 15 | 14,4 | 15 | 15,7 | 15,5 | 15 | 15,7 | 14,7 | 14,5 | 14,7 | 15 | 14,5 | |
| Temp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Nr 1 (b Rg) | l. | 3,5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | 6 | 4 | 3 | 3 | 4 | — | 5 | 4 | 5 | 5,5 | 5 | 4,5 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 30,2 | — | 21,3 | 23,9 | 22,7 | 22,3 | 21,1 | 17,7 | |
| Nr 2 (10 mm. Rm.) | l. | 8 | 10,5 | 8 | 8,5 | 6 | 5,5 | 9 | 5,5 | 4,5 | 6 | 11 | 11 | 7 | 5 | 7 | 7 | 5 | 8,5 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 25,6 | 25,2 | 21,7 | 27,9 | 26,8 | 29 | 0 | 22,3 | 24,4 | 25,8 | 28,5 | 26,7 | 26 | 25,4 | |
| Nr 3 (20 mm. Rm.) | l. | 10 | 13,5 | 18 | 16 | 18 | 22 | 17 | 17 | 15 | 16 | 14,5 | 18 | 17 | 14 | 15,5 | 17 | 15 | 16 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 51,3 | 48,4 | 49,6 | 53,2 | 57,1 | 51 | 54,5 | 54,1 | 51,7 | 51 | 51 | 45,8 | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | 11,9 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 1,1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| (Fortset.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Dat. | 22/10 1919 | | | | | 23/10 | | | | | 24/10 | | | | | 25/10 | | | | |
| | 96 ¹⁵ | 99 ²⁵ | 103 ⁴⁰ | 106 ²⁵ | 120 ²⁵ | 124 ¹⁰ | 128 ¹⁵ | 131 | 142 ³⁵ | 147 ³⁵ | 152 ¹⁵ | 153 ⁵⁵ | 157 ⁴⁵ | 159 ⁵⁵ | 163 | 165 | 166 ⁴⁵ | 169 ⁵⁵ | 170 ⁴⁵ | |
| Ewz. | 14,5 | 14,8 | 15,2 | 14,8 | 15,2 | 14,6 | 15,3 | 15 | 14,5 | 15,3 | 15,4 | 14,7 | 15,3 | 15 | 14,7 | 14,3 | 14,3 | 15 | 15,2 | |
| Temp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Nr 1 (b Rg) | l. | 5,5 | 6,5 | 5 | 5 | 9 | 12 | 11 | 16,5 | 17 | 16 | 21,5 | 21 | 23 | — | — | — | 22 | 23,5 | |
| | f. | 21,7 | 25,3 | 27,6 | 22,2 | 31,7 | 29,6 | 31,5 | 34,7 | 38,2 | 42,2 | 35,7 | 44,1 | 44,4 | 48 | — | — | — | — | u. |
| Nr 2 (10 mm. Rm.) | l. | 6 | 5 | 9 | 7 | 9 | 12 | 11,5 | 15 | 15,5 | 19,5 | 21 | 30 | 30,5 | 25 | 24 | 23 | 8 | 13 | |
| | f. | 29,1 | 30,8 | 29,1 | 28,2 | 28,6 | 32,3 | 37,3 | 38,2 | 37 | 44,8 | 45,5 | 49,2 | 47,7 | 42 | 42,9 | 39,7 | — | — | u. |
| Nr 3 (20 mm. Rm.) | l. | 16 | 18 | 16 | 16 | 14,5 | 15 | 17,5 | 20 | 23 | 20,5 | 27 | — | — | 31,5 | 28 | 27,5 | 24 | 0 | |
| | f. | 45,5 | 48,8 | 52,2 | 54,5 | 53,6 | 53,2 | 48,8 | 50 | 58,8 | 59,4 | 57,7 | — | — | 45,5 | 44,4 | 46,9 | — | — | |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | 0,09 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 8,6 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Die Werte des »Schlammhöhenexperiments«. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; b Rg = Kulturröhre bis zum Rand gefüllt (s. Text); 10 mm. Rm. = 10 mm. hohe Röhrenmündung nicht mit Schlamm gefüllt; 20 mm. Rm. = 20 mm. hohe Röhrenmündung, nicht mit Schlamm gefüllt.

Übrige Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

der Serie, über welche jetzt referiert werden soll, nur 3 verschiedene Höhen bzgl. der Röhrenmündungen gehabt, von denen jedoch keine sofort maximale Dyspnoë oder Asphyxie verursachte. Die 3 Höhen der Röhrenmündungen waren: 1) bis zum Rande gefüllte Röhre, 2) 10 mm. freie Röhrenmündung und 3) 20 mm. freie Röhrenmündung. Bei genauem Studium dieser, mit Hilfe des Experimentes aufgestellten Tabelle X. wird man jedenfalls finden, dass Dyspnoë, ja sogar Asphyxie bei extremen Bedingungen eintreten muss.

Das Experiment war nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet (Fig. 27). Ich benutzte 4 Kuvetten, wovon in der Tabelle nur eine angeführt ist. In jeder Kuvette hatte ich 3 Kulturen aufgestellt, und zwar ist Nr. 1. immer bis zum Rande gefüllt, Nr. 2. mit 10 mm. Röhrenmündung und Nr. 3. mit 20 mm. Röhrenmündung. Die Aufstellung ist dieselbe in allen Kuvetten, und die Resultate sind auch übereinstimmend; Wasserspülung war wie gewöhnlich. Nachdem die Tiere einige Zeit in gewöhnlichem Wasserleitungswasser gestanden hatten (diese preliminären Beobachtungen in der Tabelle weggelassen), folgte das eigentliche Experiment nach dem Wasserwechsel. Als Untersuchungsobjekt wurden in diesem Experiment *Limnodrilus*-Individuen benutzt.

In der Kurve (Fig. 28) sind nur die Reaktionen von Nr. 1. und Nr. 3. zur Behandlung gekommen. Die Reaktion von Nr. 2. liegt intermediär zwischen diesen beiden. Man sieht also ohne weiteres, wie das Tier Nr. 3., welches am wenigsten Schlamm zur Verfügung hatte, schon ganz zu Beginn mit grosser Länge reagiert, während das Tier Nr. 1. in der bis zum Rande gefüllten Kultur, wie gewöhnlich im Anfang mit sehr geringer Länge reagiert. Darauf folgt in beiden Kurven ein langer statischer Zustand, wie wir ihn von den vorhergehenden Experimenten her gewohnt sind, aber dieser ist bei den beiden Tieren auf verschiedenem Niveau gelegen: in der niedrig gefüllten Kultur ist nämlich die Länge viel grösser, trotz der im übrigen gleichen äusseren Bedingungen. Dann kommt aber schliesslich in bezug auf die Längenreaktion in beiden Fällen der obligate Gipfel, der die maximale Dyspnoë angibt. Der steile Abfall zur Asphyxie ist jedoch hier nicht genügend ausgeprägt oder nur im Beginn; die Tiere waren zu unruhig (s. Tab.), um eine genaue Registrierung zu ermöglichen. Gewissermassen sieht es in der Kurve betr. des Individuums Nr. 3. so aus, als ob der Abfall bei der Analyse schon eingetroffen wäre, aber eigentlich war das Tier während der letzten Stunden hinuntergekrochen (in der Tab. und Kurve Länge u.

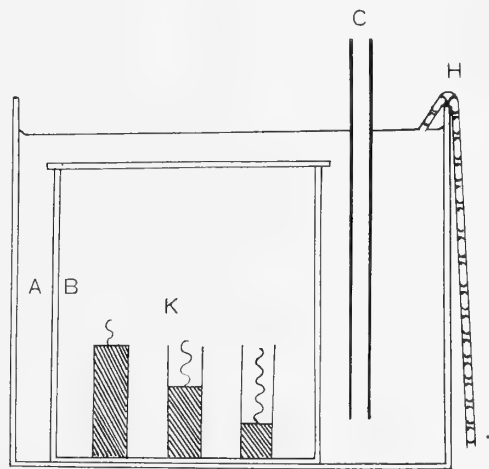


Fig. 27.

A = Aussengefäss; B = Experimentgefäss;
C = Wasserhahn; H = Heber; K = Experimentkulturen, verschieden hoch gefüllt.

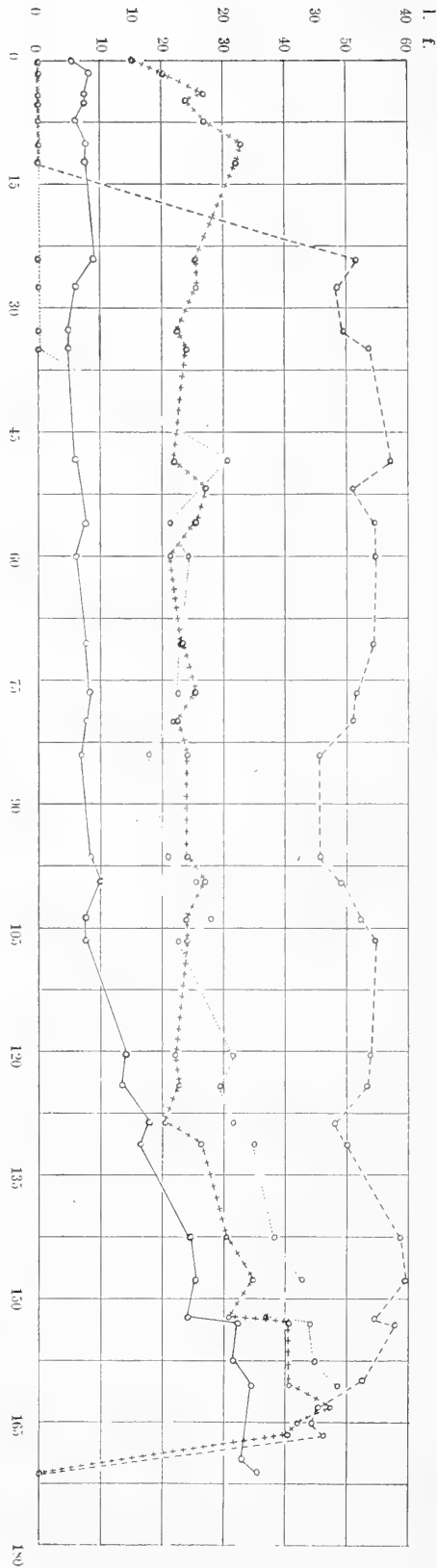


Fig. 28.

Kurve über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen Nr. 1. und Nr. 3. im »Schlammhöhenexperiment«. Abszisse = Dauer des Experimentes in Stunden; Ordinate = Frequenz (f) und Länge des freien Hinterkörpers (l) in mm. Frequenzkurve von Nr. 3. = - - - - -; Längenkurve von Nr. 3. = + + + + +; Frequenzkurve von Nr. 1. =; Längenkurve von Nr. 1. = —————.

Frequenz = 0 berechnet), und es wäre möglich, dass das Tier wieder beim Heraufkommen mit grosser Länge und Rythmik reagiert hätte.

Dies war jedoch nicht wahrscheinlich. Die O₂-Konzentration war nämlich nur 0,09 cm.³ O₂ pr. l. In der ersten Serie von O₂-Experimenten nach der »Wasseraustauschmethode«, konnten wir als Grenze zwischen Asphyxie und Dyspnoë eine O₂-Konzentration zwischen 0,23 cm.³ pr. l. und 0,06 cm.³ pr. l. ermitteln. Durch diese Analyse ist es gelungen, diese Grenze noch schärfer zu ziehen, d. h. der Übergang von dem einen Zustand in den andern findet statt bei einer O₂-Konzentration von ungefähr 0,09 cm.³ pr. l. Dieser Wert stimmt mit dem Resultat eines vorigen Experiments nach der Methode »Altwerden des Wassers« überein, wo die Analyse eine Konzentration von 0,08 cm.³ O₂ pr. l. für den Absturz selbst angab (S. 80). Genauer können wir die Grenze sicherlich nicht ziehen, weil wir nun Mengen zu analysieren haben, welche sich der Fehlergrenze für die quantitative Analyse nähern, und andererseits weil wir mit individuellen Variationen zu rechnen haben, wie z. B. Nr. 2 zeigt. Ausserdem kann auch die Qualität des Schlammes hierbei von einigem Einfluss sein.

Was die Rythmik betrifft, so kann sie bei den Tieren der niedrig gefüllten Kulturen zeitweise dadurch gehemmt werden, dass der Kontakt des Hinterkörpers mit einer Wand (hier Röhrenmündung) störend auf dieselbe zu wirken scheint. Im

allgemeinen setzt sie bei den Tieren der niedrig gefüllten Kulturen etwas früher ein, als bei denen, die sich in den bis zum Rande gefüllten Kulturen befinden, und sie erreicht sehr schnell einen Frequenzwert, der keine weitere Steigerung mehr zulässt, so z. B. bei den Reaktionen des graphisch erläuterten Tieres (Nr. 3). Bei diesem Tier unterbleibt deshalb in der Frequenzkurve jede Gipfelbildung, die dagegen bei Nr. 1. sehr deutlich ist. Das Resultat würde genau so sein, würde man die Individuen in den anderen Kuvetten ebenfalls einer solchen graphischen Erläuterung unterziehen. Betr. der Hinterkörperlänge ist jedoch das maximale Dyspnoëstadium sehr deutlich ausgeprägt, wenn auch die Kurve im ganzen abgeflacht ist. Als ein direktes Maass auf die Abflachung können wir das sinkende Verhältnis zwischen Gipfelwert und eupnoischem (das Stadium, wo die Kurve horizontal verläuft) Durchschnittswert ansehen. Dies Verhältnis ist mit Rücksicht auf das Tier Nr. 3. ungefähr $\frac{31,5}{16}$ und für das Tier Nr. 1. $= \frac{23,5}{5}$ (oder abgerundet 2 : 5); dies bedeutet,

dass das im allgemeinen eupnoische Stadium das dyspnoische Stadium näher gerückt hat. Auch dass das Maximum in der Längenkurve schon zu Beginn einer Serie zu erreichen ist, habe ich mehrmals konstatiert. Hätte ich in dieser Serie mit einer genügend niedrig gefüllten Kultur gearbeitet, so wäre auch bei der Längenkurve keine Gipfelbildung eingetreten, sondern die Kurve wäre gerade verlaufen bis zu dem Punkt, wo der asphyktische Absturz eintritt. In diesem Experiment sind wir also erst halbwegs gekommen, d. h. noch nicht auf das Niveau des höchsten Gipfels.

Wir haben damit gefunden, dass die Maxima für Länge und Rythmik nicht eintreffen müssen, nachdem die Tiere so oder so lange einer gewissen niedrigen aber konstanten O_2 -Konzentration ausgesetzt worden sind. Ich habe eine solche Annahme durch mancherlei andere Experimente zu widerlegen gesucht; diese gründeten sich alle auf die eventuelle Möglichkeit, diese Maxima auf unbegrenzte Zeit auszudehnen, mittels niedriger O_2 -Konzentrationen, aber sie missglückten in der Regel auf Grund der grossen O_2 -Zehrung. Erst durch diese Anordnung ist es möglich, die erwähnten Stadien noch weiter auszudehnen, und wir finden auch, dass die Tiere recht lange Zeit ziemlich ausgeprägt dyspnoisch sein können, ohne dass deshalb die maximale Gipfelbildung in der Kurve früher als bei den andern Tieren eintritt. Die respiratorische Kurve ist im ganzen ein Ausdruck für die unmittelbaren Veränderungen in der O_2 -Konzentration. Wie ihr stark gebogener Verlauf und die Diskontinuität zwischen Dyspnoë und Asphyxie in bezug auf diese letztgenannte Tatsache gedeutet werden sollen, darauf kommen wir im Verlauf der Abhandlung noch oftmals zurück.

Aus diesem Experiment können wir folgern, dass die Veränderungen der Rythmik und ebenso die der Länge mit den äusseren Verhältnissen auf noch intimere Art in Zusammenhang stehen, als es uns die vorhergehenden Experimente ahnen lassen. Verändern wir die äusseren Bedingungen, wenn auch nur ein wenig, so verspüren wir sofort eine Veränderung in dem Benehmen der Tiere. Das Experiment demonstriert jedoch nicht nur eine ausserordentlich grosse Empfindlichkeit

der Tiere äusseren Veränderungen gegenüber, sondern die eigentliche Grund für diese Empfindlichkeit der Tiere minimalen Veränderungen der äusseren Bedingungen gegenüber liegt eher darin, dass das Milieu selbst, in welchem sich das Leben der *Tubificiden* abspielt, für diese minimalen Veränderungen enorm empfindlich ist, d. h. es ist *in respiratorischer Beziehung labil*. Ist ein noch so geringes Hindernis für den freien Gasaustausch durch die Diffusion im Weg, so wird die aërobe Respiration der Tiere beeinträchtigt, aber ihre Reaktionen sind eigentlich nur etwas sekundäres, da sie nur Indikatoren auf die Empfindlichkeit des Milieus sind.

Bei der Untersuchung der täglichen Veränderungen in einem vorhergehenden Kapitel machten wir auf die Labilität des Mediums in temporärer Hinsicht aufmerksam. In diesem Schlammhöhenexperiment haben wir gezeigt, dass die Eigenschaft des Mediums unmittelbar von den rein lokalen Konfigurationen abhängt, oder mit andern Worten, wir haben eine Variante der Eigenschaft ermittelt, die ich die lokale Labilität des episapropelischen Milieus genannt habe. Wir haben vorher gefunden, dass diese lokale Labilität sich in der Schlammoberfläche dadurch geltend macht, dass sie unter normalen Verhältnissen eine haarscharfe Grenze zwischen einer aëroben und einer anaëroben Schicht zieht. Dies können wir dahin ausdehnen, dass auch in der Wasserschicht in unmittelbarer Nähe der Schlammoberfläche grosse Unterschiede in der O_2 -Konzentration herrschen müssen, selbst bei geringen Niveaudifferenzen, also eine respiratorische Mikroschichtung. Wir haben in diesem Experiment demonstriert, wie Tiere, welche in eine kleine Vertiefung in den Schlamm geraten sind, auch sofort auf die dort etwa veränderten Verhältnisse in respiratorischer Beziehung reagieren. Sicherlich sind die experimentellen Eingriffe im vorliegenden Fall nicht extrem, sondern eher umgekehrt; denn in der Natur wäre eine solche Vertiefung von zwei cm. mit Wänden aus Schlammmaterial umgeben gewesen, und damit wären grössere Bedingungen geschaffen, die Labilität noch wirksamer zu machen.

Wie wir sehen, kann es also leicht geschehen, dass in einer experimentellen Anordnung respiratorische Faktoren versteckt sein können, welche wir kennen müssen, um allgemeine Schlüsse ziehen zu können. Des weiteren haben wir in diesem Experiment erklärt, dass die respiratorische Kurve Veränderungen erfahren kann, die in ökologischer Hinsicht als ein Ausdruck gegenüber den Veränderungen im Medium anzusehen sind.

Mit Rücksicht darauf kommt folgende Frage hinzu: In welchem Verhältnis stehen die oben referierten, versteckten respiratorischen Faktoren, welche durch eine erschwerte O_2 -Diffusion gebildet werden, zu den respiratorischen Eigenschaften des Milieus, in bezug auf die Gestaltung der »normalen« respiratorischen Kurve? In keinem Falle haben wir die O_2 -Diffusion ganz eliminiert; denn in den niedriggefüllten Röhren sind sie nur *anders beschaffen*, als in den bis zum Rande gefüllten. Auch im letzteren Fall muss eine O_2 -Diffusion von oben, hinein in den Schlamm vorhanden sein. Es ist daher mit in Berechnung zu ziehen, ob nicht möglicherweise die Kurven, mit denen wir bisher gearbeitet haben, einen Ausdruck

für die speziellen O_2 -Diffusionsverhältnisse darstellen, und nicht so sehr für die zeitweise in Frage kommenden, absoluten O_2 -Konzentrationen, wie sie durch die O_2 -Analyse konstatiert werden. Damit wäre eigentlich *keine der respiratorischen Kurven als »normal« zu bezeichnen, sondern sie alle wären anzusehen als Exponenten für eine in verschiedenen Fällen verschieden beschaffene Wechselwirkung zwischen Schlamm und O_2 -Konzentration des Wassers, wie diese in einer respiratorischen Mikroschichtung hervortritt.*

Die Frage ist deshalb sehr kompliziert, weil wir einerseits sorgfältige Rücksicht auf die physiologischen Mechanismen, andererseits auf die im Medium steckenden ökologischen Faktoren zu nehmen haben.

Die Diffusionsverhältnisse zwischen Wasser und Schlamm.

Wir sind fortwährend auf die O_2 -zehrenden Eigenschaften des Saprofels gestossen. Demzufolge müssen wir annehmen, dass eine bald mehr bald minder O_2 -arme Wasserschicht sich immer unmittelbar nahe der Schlammoberfläche befinden muss. Deshalb ist es nicht ohne weiteres sicher, dass die O_2 -Analysen in den vorigen Experimenten einen eindeutigen und adäquaten Ausdruck geben für die respiratorischen Verhältnisse, unter welchen die Mitglieder der episapropelischen Fauna leben.

Wir brauchen nur an die grossen Unterschiede im O_2 -Gehalt zu erinnern, welche in den Seen zwischen den oberen Wasserschichten und dem Tiefenwasser existieren können. Dass Differenzen in vertikaler Richtung in der Nähe des Grundes von besonders grossen Dimensionen, bei Niveauunterschieden von nur ein oder zwei cm., sein können, erscheint merkwürdig. Doch verliert diese Tatsache, die wir schon berührt haben (S. 21), an Eigentümlichkeit, wenn wir gleichzeitig darauf achten, dass wir gerade hier die grossen Gegensätze erwarten können, da der Schlamm vollständig O_2 -frei ist, bis hinauf zur seiner Oberfläche, die an das Wasser grenzt, dessen O_2 -Gehalt binnen weiten Grenzen wechseln kann.

Um diesen Fragen näher zu treten ist es vielleicht nötig, sich an die verschiedenen Prozesse zu erinnern, auf welche wir Bezug nahmen bei einer Auseinandersetzung über den Gasaustausch zwischen Schlamm und Wasser. Wir haben dabei zu unterscheiden 1) die O_2 -Absorption des Schlammes, 2) die O_2 -Diffusion, 3) die »Exhalation« des Schlammes von leicht oxydablen Substanzen und 4) die Aufwärtswanderung der Organismen vom Schlamm hinauf in die Wasserschichten bei sinkender O_2 -Spannung.

Für die Berechnung von Diffusionsprozessen im allgemeinen gilt die von FICK aufgestellte Formel (FICK, 1855; STERN 1913):

$$ds = k \cdot \frac{dc}{dx} \cdot q \cdot dt$$

k = Konstante, verschieden für verschiedene Stoffe und Lösungsmittel.

$\frac{dc}{dx}$ = Konzentrationsgefälle, wo dc (in diesem speziellen Fall) die Konzentrationszunahme nach einer Strecke dx bezeichnet.

q = Diffusionsquerschnitt.

dt = Zeit.

ds = Menge der Substanz, die in der Richtung des Gefälles durch q während dt diffundiert.

Diese allgemein gültige Formel wird hier bei einer Bestimmung der O_2 -Diffusion angewandt. Die Frage, die hier zu beantworten ist, lautet folgendermaassen: Wie ist die O_2 -Konzentration in den Tiefenschichten des Wassers gleich über dem Schlamm beschaffen bei verschiedenen O_2 -Konzentrationen oben im Wasser (= die »allgemeinen« O_2 -Konzentrationen)?

Um leichter an diese Frage heranzukommen, denken wir uns ein in dieser Hinsicht ideal angeordnetes Experiment. Als Experimentgefäss benutzen wir einen zylindrischen oder parallelepipedischen Behälter. Auf dessen Boden liegt Schlamm in gleichmässiger Schicht und darüber Wasser, welches das Gefäss bis zu dem luftdicht schliessenden Deckel füllt. Wir wechseln das Wasser in diesem Gefäss und machen dabei Wasseranalysen in bestimmten Zeitabständen z. B. alle 24 Stunden. Wir wollen untersuchen, welche Faktoren dabei für die Berechnung der Veränderungen in der O_2 -Konzentration der Tiefenschichten mitspielen.

Wir behandeln zuerst die Faktoren, welche als Konstanten eliminiert werden können. Ein solcher Faktor ist vor allem die O_2 -Absorption des Schlammes. Wir haben Grund anzunehmen, dass diese immer eine vollständige ist (S. 18) und darum auch immer eine Konstante in den Berechnungen darstellt; denn wir können sagen, dass der O_2 -Gehalt des Schlammes = 0 ist. Ein Faktor, der auch eine Konstante darstellt, ist die Zeit, da ja die verschiedenen Partialexperimente nach 24 Stunden abgebrochen wurden. Dasselbe gilt für den Querschnitt, wodurch die O_2 -Diffusion vor sich geht; denn er ist auf jedem Niveau derselbe.

Der nächste Faktor ist die Menge diffundierter Substanz, welche, im Gegensatz zu den vorhergenannten, eine variable Grösse ist. Da Zeit und Querschnitt Konstante sind und wir annehmen müssen, dass die O_2 -Absorption des Schlammes eine vollständige ist, so steht diese in direktem Verhältnis zu dem Konzentrationsgefälle. Dieses wird von zwei Faktoren bestimmt, nämlich der Konzentrationszunahme zwischen den beiden Endpunkten einer Strecke und der Länge dieser Strecke.

Wir müssen also untersuchen, woher wir Werte bekommen, welche ein Maass für die Konzentrationszunahme bilden. In dem Fall, von welchem diese Berechnungen ausgehen, haben wir es mit einem System zu tun von successiv abnehmenden Konzentrationen, welches soz. zwischen zwei Polen liegt; der eine von diesen ist der Schlamm, dessen O_2 -Konzentration = 0 ist, der andre Pol ist dadurch bekannt, dass wir die O_2 -Konzentration desselben bei der Wasseranalyse bestimmt haben. Das Resultat der Wasseranalyse gibt genau die O_2 -Konzentration an, die im grossen und ganzen in dem Gefäss herrscht (d. h. die allgemeine O_2 -Konzentration), und ist nicht etwa eine Art Durchschnittswert für verschiedene O_2 -Konzentrationen, welche in dem Behälter auf verschiedenem Niveau zu finden wären. Dass die Kon-

zentration überall dieselbe ist, geht aus den O_2 -Proben hervor, die bei nicht zu niedrigem O_2 -Gehalt in parallelen Analysen meistens um weniger als 1 % differierten.

Was die Strecke betrifft, worauf sich die O_2 -Konzentrationszunahme in einem System Schlamm-Wasser (die O_2 -Konzentration des letzteren ist ja durch die O_2 -Analyse angegeben) bezieht, so haben wir die unteren, über dem Schlamm vorhandenen, gleichdicken Schichten zu berücksichtigen. FICK's Formel sagt, dass die Menge diffundierter Substanz direkt proportional zu der Konzentrationszunahme ist, aber umgekehrt proportional zu der Strecke, auf welche sie sich bezieht. Wenn wir nun mit gleich grossen Strecken operieren, haben wir nur Rücksicht auf die Konzentrationszunahme zu nehmen.

Damit können wir übergehen zur Behandlung des eigentlichen Themas. Jedoch will ich vorausschicken, dass die nun folgende Erläuterung keine präzise mathematische Deduktion sein soll, sondern sie soll nur in etwa eine Vorstellung geben, von den wirklich eigentümlichen Verhältnissen, und uns somit der eigentlichen Beantwortung der Frage näher bringen. Wir wollen untersuchen, wie hoch über den Schlamm eine Schicht von einer gewissen, niedrigen O_2 -Konzentration, bei verschiedenen allgemeinen, gemäss der Wasseraustauschmethode regulierten O_2 -Konzentration nach einer in den verschiedenen Partialexperimenten gleichlangen Zeit sich befindet. Ich will das Resultat der folgenden Deduktion antizipieren dadurch, dass ich schon jetzt auf die Frage antworte: *Eine Schicht von einer gewissen geringen O_2 -Konzentration befindet sich bei stärksten O_2 -Konzentrationszunahmen (d. h. grosser O_2 -Gehalt im Wasser, da der O_2 -Gehalt des Schlammes immer = 0 ist) also bei typischer Mikroschichtung, gleich in der Nähe des Schlammes, bei geringerer Zunahme, also beginnender Makroschichtung, etwas ferner usw.*

Ich will den Verlauf zu erläutern versuchen durch folgende Darlegung, wobei ich im Anfang die Annahme machen will, dass die Konzentrationsunterschiede zwischen den Schichten in dem Wasser über dem Schlamm gleichgross sind, was jedoch nicht der Fall ist; in welcher Richtung jedoch diese Approximation wirken wird, werde ich später sagen. Wir nehmen an, dass wir von einer allgemeinen O_2 -Konzentration = 16 ausgehen, und unsre Aufgabe ist, der Lage einer Schicht von einer O_2 -Konzentration = 0.25 zu folgen. Wir nehmen an, dass sich diese Schicht auf einer Höhe = b über dem Schlamm befindet. Wenn wir nun die Höhe dieser Schicht über dem Schlamm bei einer allgemeinen Konzentration von $O_2 = 8$, aber unter im übrigen gleichen Bedingungen, berechnen, muss die Schicht sich auf einer Höhe = $2b$ befinden; denn nun sind die Konzentrationsunterschiede nur halb so gross. Wählen wir eine Konzentration = 4, so muss die Schicht infolgedessen auf einer Höhe liegen, welche wiederum das Doppelte der vorherigen also = $4b$ sein muss u. s. w. Wenn wir mit Hilfe dieser Deduktion eine Kurve aufstellen (Fig. 29), worin die ausgezogene Linie (betr. punktierter s. unten) die Lage der Schicht illustrieren soll, wo die Ordinate gebildet wird von dem Niveau über dem Schlamm, und die Abszisse von der allgemeinen O_2 -Konzentration, wie sie die Wasseranalyse ergab, so erhalten wir als Resultat eine stark gebogene Kurve, die die oben

angeführte, antizipierte Deduktion illustrieren soll. Ich habe Approximation gemacht, die dass ich annahm, dass der Konzentrationsunterschied zwischen den Schichten in gleichmässigem Zwischenraum und mit demselben absoluten Wert verlief. So ist es jedoch keineswegs. Die Konzentrationszunahme von $\frac{1}{2}$ unten nach oben kann nämlich nicht durch eine gerade Linie illustriert werden, sondern nur durch Kurven, welche mehr oder weniger gebogen sind. Bei hoher allgemeiner O_2 -Konzentration in einer Wassersäule, nimmt die O_2 -Konzentration am Boden sehr schnell, aber weiter oben langsamer ab, was gleichfalls aus der von FICK aufgestellten Formel hervorgeht. Bei niedriger allgemeiner O_2 -Konzentration macht sich dieser Umstand weniger geltend, und der Konzentrationsunterschied zwischen den Schichten kommt der geraden Linie näher, um schliesslich damit zusammenzufallen, wenn die O_2 -Konzentration im ganzen Gefäss = 0 ist, d. h. nun können in bezug auf O_2 sich keine Konzentrationsunterschiede mehr geltend machen.

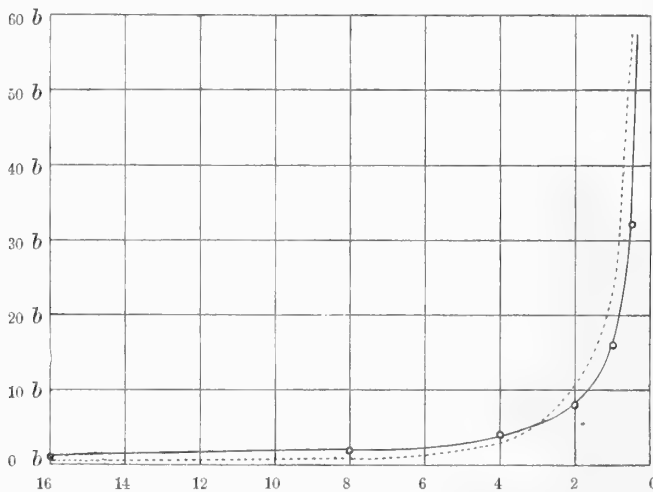


Fig. 29.

Kurve über die Lageveränderungen einer Wasserschicht über Schlamm, deren O_2 -Gehalt = 0,25 ist. Erklärung im Text.

Schlamm zu suchen, als es die Deduktion angibt, während sie bei niedriger O_2 -Konzentration noch höher liegt. Die wirkliche Kurve für die Lage dieser Schicht muss also von noch stärkerer Steigung werden, als die vorher berechnete und im Verhältnis zu dieser in der Weise verlaufen, wie ich es in der oben angeführten Figur ungefähr mit der punktierten Linie illustrieren will. Aus demselben Grunde sind die Wasseranalysen in bezug auf O_2 , praktisch genommen, ein richtiger Ausdruck für den allgemeinen O_2 -Gehalt, da bei hohen O_2 -Konzentrationen die grossen Differenzen nur in unmittelbarer Nähe des Bodens realisiert sind, und bei geringen O_2 -Konzentrationen natürlich die Differenzen verschwinden.

Bisher haben wir mit konstanter Zeit gearbeitet. Man kann auch die Frage aufwerfen, wie die bezügliche Schicht zu verschiedenen Zeitpunkten, aber bei kon-

Mit Rücksicht auf die vorherige Deduktion, als wir approximativ annahmen, dass die Konzentrationszunahme für die ganze Strecke dieselbe sei, haben wir statt dessen zu berechnen, dass bei höherer allgemeiner O_2 -Konzentration die Schichten mit der niedrigen Konzentration dicht an der Schlammoberfläche gesammelt sind, während sie bei niedriger allgemeiner O_2 -Konzentration weit von einander entfernt sind. Wir haben also die gesuchte Schicht bei hoher O_2 -Konzentration noch näher dem

stanter allgemeiner O_2 -Konzentration steigt. Das ist eine relativ einfach zu beantwortende Frage. Zu Anfang muss die Diffusion sehr energisch einsetzen, da sich die Wasserschicht der Ausgangskonzentration des O_2 in unmittelbarem Kontakt mit dem Schlamm befindet, welcher ja O_2 entbehrt, weshalb der Konzentrationsunterschied anfangs am grössten sein muss. Die betreffende Schicht muss deshalb während dieses Initialintervalles am schnellsten wandern. Nachdem die Diffusion eine zeitlang fortgeschritten ist, verwischt sich der Gegensatz zwischen Wasser und Schlamm betreffs der O_2 -Konzentration, weil zwischen dem Schlamm und die Wassersäule eine Serie von Schichten mit nach abwärts zu abnehmender O_2 -Konzentration getreten ist. Die Konzentrationszunahme hat sich auf eine grössere Strecke ausgedehnt, und die Diffusion ist damit geringer geworden. Folglich wandert die Schicht in diesem letzteren Stadium bedeutend langsamer und ihre Lage ist stabiler. Aus dem eben gesagten geht hervor, dass alle Interpolationen zur Berechnung des O_2 -Gehaltes in einem Experiment nach der Methode »Altwerden des Wassers« ziemlich umständlich sind, so dass ich gänzlich davon abstand. Übrigens laborieren diese Experimente nicht nur mit der Zeit als einem variablen Wert, es stecken auch successiv veränderte, allgemeine O_2 -Konzentrationen hierin, weil die luftdicht geschlossenen Experimentgefässe, die dabei benutzt wurden, zu klein und zu seicht waren, nämlich nur 10 cm. tief.

Wir stellten uns die Frage, ob die Veränderungen der O_2 -Konzentration in den höheren Wasserschichten genau denen in den Schichten gleich über der Schlammoberfläche entsprechen. Wir finden, dass die Veränderungen in der O_2 -Konzentration des Tiefenwassers in mehreren Hinsichten in einer anderen Richtung gehen. Die O_2 -Analyse als solche gibt infolgedessen nicht direkt die Verhältnisse an der Schlammoberfläche wieder, wenn auch natürlich die Veränderungen hier in genauer Relation stehen zu denjenigen in höher gelegenen Wasserschichten.

Hierzu kommt, ausser der O_2 -Diffusion noch eine Reihe anderer Erscheinungen, welche dazu beitragen, alle hierhergehörigen Berechnungen zu komplizieren. In erster Linie sind dies die Prozesse, welche ich unter der Bezeichnung zusammenfassen will »Exhalation des Schlammes von oxydablen Substanzen«, welche letztere in einer Produktion von anaëroben Stoffen besteht (S. 22). Nun können wir jedoch die Wirkung dieser Exhalation nicht nach rein chemischen Gesetzen berechnen, wobei hauptsächlich die Reaktionsgeschwindigkeit dieser Stoffe als Reduktionsmittel berücksichtigt würde. Es tritt vielmehr ausserdem bei diesem Saprobisierungsprozess in vertikaler Richtung eine Aufwärtswanderung der polysaproben Organismen des »endosapropelischen« Mediums in das freie Wasser hinauf oder in den Schlamm zurück auf. Diese Organismen haben zur Aufgabe, die Exhalationsprodukte zu oxydieren (cfr. S. 18, 23), tragen aber dadurch zu einer Beschleunigung der O_2 -Zehrung bei. Alle diese verwickelten Prozesse, die hier erwähnt worden sind, sind somit eigentlich nur aus didaktischen Gründen von einander zu scheiden. Wir können sagen, dass das hauptsächlichste Moment darin liegt, dass die anaërobe Schicht, die unter aëroben Verhältnissen in das Endosapropel zu verlegen ist, bei allgemeiner

O₂-Armut des überlagernden Wassers in letzteres hinaufsteigt. Dies Hinaufsteigen muss immer schneller werden, je mehr die O₂-Armut ausgeprägt wird.

Es ist klar, dass diese Eigentümlichkeiten betreffs der Veränderungen in den respiratorischen Verhältnissen des Tiefenwassers, in besonderer Weise den Reaktionen der Faunakonstituenten, welche in diesem Milieu leben, ihren Stempel aufdrücken müssen. Im folgenden Kapitel soll diese Frage Gegenstand einer Untersuchung werden.

Die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve.

Um Klarheit über die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve zu gewinnen, habe ich die bereits genannten Deduktionen gemacht. Ich betrachte diese Deduktionen als von allergrösster Bedeutung, nicht nur, wenn es sich darum handelt, die Reaktionen der *Tubificiden* auf abnehmenden O₂-Gehalt zu beurteilen, sondern auch, wenn es gilt, die Anpassungen der ganzen epispäropelischen Fauna und Flora zu bewerten.

Ich will die respiratorischen Kurven, besonders die der ersten Serie von O₂-Experimenten zum Gegenstand eines Studiums machen, aber nun ausgehend von diesen neuen Gesichtspunkten, womit dann auch die Resultate zu verbinden sind, welche wir bei andern Experimenten gewonnen haben. Ehe ich jedoch hierauf näher eingehe, will ich einige Bemerkungen machen über die Anordnung der O₂-Experimente, wie und in welchem Grade diese kongruieren oder differieren in bezug auf die ideale Experimentanordnung, die den Kalkulationen des vorhergehenden Kapitels zu Grunde liegt. Betreffs der Zeit können wir annehmen, dass sie hier fast konstant ist. Sie differiert zwar etwas, aber wir haben in der vorigen Deduktion gesehen, dass, wenn wir mit genügend langen Zeiten operieren, allmählich ein relativ stabiler Zustand in den Diffusionsprozessen eintritt, wenigstens bei hoher O₂-Konzentration. Bei niedrigen O₂-Konzentrationen sind die Verhältnisse äusserst labil, weshalb der absolute Wert des Fehlers sehr gross wird, ein Umstand, der jedoch wenig bedeutet, da die erhaltenen Werte, welche in absolutem Maass sehr gross sind, so dicht auf der Abszisse liegen, dass der mächtige Schlusseffekt jedenfalls hervortritt.

Schwerer zu berechnen ist dagegen der Diffusionsquerschnitt. Wir setzten in der Deduktion einen konstanten Querschnitt voraus. Die Verhältnisse sind jedoch nicht in dieser Art realisiert in der genannten Serie von Experimenten. Die Kulturen waren in einer dichten Reihe *in einem Winkel* des Aquariums aufgestellt. Infolgedessen wird der Diffusionsquerschnitt nach aussen vergrössert, im grossen und ganzen in derselben Skala, wie mit wachsendem Radius ein Zirkelquadrant in peripherem Umkreis wächst, also nach den Proportionen $\frac{\pi \cdot 2 \cdot r}{4}$. Es ist ja natürlich, dass dieser Umstand ein Begünstigen der O₂-Diffusion bezeichnet, was dazu beitragen muss, die hohe Lage einer, in bezug auf die O₂-Konzentration

besonders beschaffenen Schicht zu verhindern. Erst wenn Wasser von einer Konzentration, welche der betreffenden Schicht sehr nahe kommt, zugesetzt wird, wird die betreffende Schicht höher verlegt, um schliesslich bei Zusammenfallen der allgemeinen O_2 -Konzentration und der O_2 -Konzentration der wandernden Schicht in die Richtung an die Wasseroberfläche am schnellsten hinaufzuwandern. Die Kurve bekommt deshalb auch hier die Neigung, Winkelform anzunehmen. Wir haben es hier mit einer experimentellen Anordnung zu tun, welche einen Gegensatz bildet zu der des »Schlammhöhenexperiments«. In diesem war in den niedriggefüllten Röhren die O_2 -Diffusion erschwert, während sie bei der genannten Aufstellung in hohem Grade begünstigt wurde.

Wir müssen jedenfalls zugeben, dass die deduzierte Kurve über die Lageveränderungen der O_2 -Schichten und der erste Teil der Reaktionskurve der Tiere eine sehr merkwürdige Kongruenz bilden. Die Länge zeigt ohne weiteres denselben stark gebogenen Verlauf, während dies nicht so deutlich der Fall ist bei den Frequenzveränderungen an und für sich. Der Kern des Problems liegt jedoch darin, dass die Rythmik an Effekt nicht so sehr gewinnt durch eine vergrösserte Frequenz, als vielmehr durch eine grössere Länge. Die Effektkurve zeigt also in hohem Grade Parallelität mit der Kurve über die Längenzunahme und zeigt denselben eigentümlichen, stark gebogenen Verlauf. Es dürfte deshalb angebracht sein, eine Untersuchung darüber anzustellen, ob nicht vielleicht die Art der Reaktion der *Tubificiden* auf Abnehmen in der O_2 -Konzentration in näherem Zusammenhang steht mit den eben abgeleiteten Eigentümlichkeiten in der O_2 -Diffusion und O_2 -Konzentration des Tiefenwassers unter denselben Verhältnissen.

In dem Schlammhöhenexperiment haben wir bereits zeigen können, dass die Reaktionskurve der *Tubificiden* auf abnehmenden O_2 -Gehalt verändert werden kann, und wir waren schon damals geneigt, anzunehmen, dass ihre Reaktionskurve, auch unter »normalen« Verhältnissen, ein Ausdruck für Veränderungen in dem respiratorischen Medium ist, welche nicht ganz adäquat durch die O_2 -Analysen ausgedrückt werden. Nun ist es mir wirklich gelungen, die Anwesenheit solcher Veränderungen zu beweisen. Besonders bezeichnend ist es, dass diese Veränderungen von derselben Art sind wie die, die im »Schlammhöhenexperiment« zum Ausdruck kamen, und gleich diesen unter die O_2 -Diffusion fallen.

Aber da tritt uns die bereits aufgestellte Frage entgegen, worin besteht die ökologische Bedeutung der Reaktionen der Tiere? Dabei kommen wir auf die Frage zurück: Hautatmung oder Darmatmung? oder bestehen sie beide nebeneinander? Wir waren schon vorher geneigt, der Hautatmung eine grössere Bedeutung abzusprechen im Vergleich zur Darmatmung. Aber damals, als wir die Frage stellten, blieb als Unbekannte die Funktion des ausserordentlichen Längenzuwachses, welchen das Tier besonders bei Dyspnoë zeigt und ebenso die der Rythmik und ihre Zunahme an Frequenz. Betreffs dieser letzteren hat man nun einfach angenommen, dass sie der Hautatmung dient, was EISIG in bezug auf *Capitella* annimmt (1887) und wogegen BABÁK nichts einzuwenden hat (1912, S. 297).

Jedoch geht aus den Deduktionen des vorigen Kapitels deutlich hervor, dass, trotz der Längenzunahme (in Stadien, wo die Rythmik noch nicht eingesetzt hat), bei abnehmendem O_2 -Gehalt das Tier mit einer grösseren O_2 -Menge nicht in Berührung kommt, als wenn es bei O_2 -Reichtum beinahe vollständig in den Schlamm gekrochen ist. Darum ist es eine heikle Sache, von einer eventuellen steigenden Bedeutung der Hautatmung zu sprechen, die sich bei sinkender O_2 -Konzentration in einer Längenzunahme äussern würde. Wenn die Rythmik eingesetzt hat, kommt der Umstand hinzu, dass durch diese O_2 -reicheres Wasser hinuntergepumpt wird, welches den freien Teil des Hinterkörpers umspült. Aber der Nutzen davon ist wohl minimal, da integumentale und epitheliale Blutgefässplexi entweder ganz fehlen, wie bei *Tubifex*, oder nur als Rudimente vorhanden sind («traces», BEDDARD), wie bei *Limnodrilus*.

Da bietet sich eine Lösung der Frage und zwar eine Lösung, die alles auf einmal erklärt. *Betreffs O_2 befriedigt die Darmatmung den ganzen oder wenigstens den allergrössten respiratorischen Bedarf¹, und um diesen Mechanismus in Stand zu setzen, bei den verschiedenen O_2 -Konzentrationen ausreichend zu funktionieren, muss das Tier mit der Spitze seines Hinterkörpers eine Wasserschicht von einer gewissen O_2 -Konzentration, »der respiratorischen Schicht« aufsuchen und folgen. Dass das Tier der respiratorischen Schicht folgt bedeutet nur, dass die Reaktionsveränderungen nicht zur Aufgabe haben, die Respirationsorgane des Tieres in Berührung kommen zu lassen mit einer grösseren Wassermenge, sondern mit Wasser von bestimmter Beschaffenheit oder, wie man in ähnlichen Fällen früher schlechthin, ohne dabei auf das überaus Interessante zu achten gesagt hat: Das Tier sucht » O_2 -reichere« Wasserschichten auf. Der wesentliche Inhalt der respiratorischen Kurven ist in der Tat die Wanderung der respiratorischen Schicht. Die respiratorische Kurve ist also demnach in hohem Grade abhängig von äusseren, ökologischen Ursachen, wir dürfen aber deshalb natürlich die inneren physiologischen nicht ausschliessen. Zwischen diesen beiden Faktoren besteht eine stark ausgeprägte Parallelität: die Tiere sind mit andern Worten ihrem Milieu angepasst.*

Bei Apoö folgen die Tiere (s. Fig. 30) dieser Schicht unmittelbar dadurch, dass sie ihren Hinterkörper weiter herausstrecken; in rythmischen Zustand mittelbar, und zwar dadurch, dass durch diese Rythmik Wasser von einem höheren Niveau in den Bereich des Darmatmungsapparates gepumpt wird. Gerade in der Richtung des hinuntergepumpten Wasserstromes durch O_2 -arme Wasserschichten liegt die hervorragende Bedeutung des rythmischen Apparates, während ein Wasserwechsel in horizontaler Richtung ganz sinnlos gewesen wäre. Ebenso sinnlos wäre es gewesen, wenn die pumpende Bewegung distalwärts gegangen wäre.

¹ CO_2 nimmt möglicherweise auch einen anderen Weg und wird durch die Hautatmung entfernt. Hier bestehen ganz andere Verhältnisse zwischen Schlamm und Wasser. Doch ist wenigstens in bezug auf die episapropelische Fauna in diesem Zusammenhang das Hauptgewicht darauf zu legen, wie sie ihren O_2 -Bedarf befriedigt.

Auch die bei dem Übergang von Apnoë zum normalen rythmischen Zustand eintretenden Kompensationserscheinungen erhalten durch diese Lösung Klarheit; denn es ist mit Rücksicht auf die verschiedenen, vorher gemachten Kalkulationen ziemlich leicht zu verstehen, dass ein aus der respiratorischen Schicht durch die Tiere selbst hinunter gepumpter Wasserstrom das direkte Nachfolgen mit der Spitze des Hinterkörpers ersetzen kann. Da die Rythmik gleich von Anfang an mit einer hohen Frequenz einsetzt, muss das Tier sich ein equivalentes Stück in den Schlamm zurückziehen.

W. l. f.

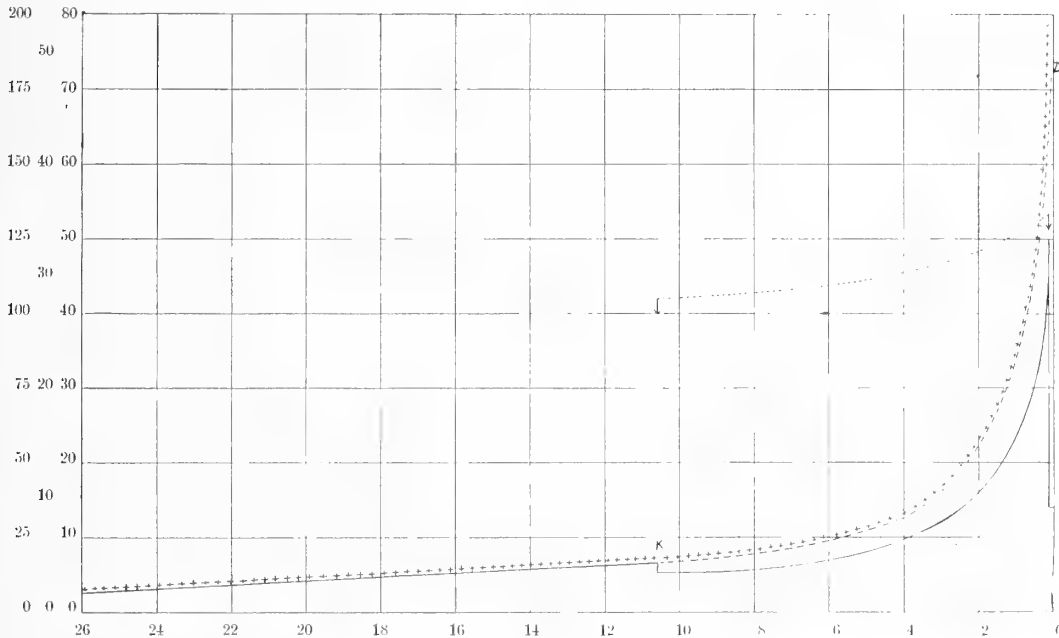


Fig. 30.

Diagramm über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf die Aufwärtsbewegung der respiratorischen Schicht. Die Abszisse = allgemeine O_2 -Konzentration in cm^3 pr l.; Ordinate = Frequenz (f.), Länge des freien Hinterkörpers (l.) in mm. und relativer Wert der Wasserströmung (W). K. = kompensatorische Reaktion; D = diskontinuierlicher Abfall. Frequenzkurve =; Längenkurve = —————; Wasserströmungskurve = - - - - -; Kurve über die Aufwärtsbewegung der respiratorischen Schicht = + + + + +. Die Pfeile zeigen das Anfhören der Rhytmik an.

Ein interessantes Stadium in der respiratorischen Kurve ist die schnelle Steigung derselben von Eupnoë auf maximal dyspnoischen Zustand. Nun bietet es keine Schwierigkeit zu verstehen, dass diese Steigung die letzte sehr schnelle Wanderung der respiratorischen Schicht illustriert. Ein anderer Umstand, der an Klarheit gewinnt, ist das Sistieren der mit dem Eintreten von Dyspnoë (und Asphyxie) verbundenen Nahrungsaufnahme. Das Dyspnoëphänomen muss man als eine Anstrengung der Tiere ansehen, ungünstige Einflüsse zu überwinden, die sich jetzt stärker geltend machen, weil dem Tiere, dem es immer schwieriger wird O_2 -reiche

Wasserschichten zu erreichen, nur eine O_2 -Konzentration zur Verfügung steht, die sich stark der Minimumgrenze für die Kapazität des aktiven, respiratorischen Mechanismus nähert. Die proximalen Gebiete des Darmes, die normalerweise der Nahrungsfunktion zur Verfügung stehen, werden, wie ich glaube, in den Bereich des respiratorischen Feldes gezogen. Diese Adaption äussert sich durch eine Einstellung der Nahrungsaufnahme. Auch die »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung« bei *Tubifex* und *Lumbriculus* markiert auf eine andere Art die Schwierigkeit, die die Tiere haben die nun obwaltenden, schlechten respiratorischen Verhältnisse zu bewältigen.

Der ausserordentlich stark gebogene Verlauf der Apnoë-Eupnoë-Dyspnoëkurve erklärt sich leicht und ungezwungen durch die Kongruenz derselben mit der Kurve über die Steigung der respiratorischen Schicht während der verschiedenen allgemeinen O_2 -Konzentrationen.

Eine interessante Eigentümlichkeit in der respiratorischen Kurve ist der momentane Absturz von maximaler Dyspnoë zu vollständig ausgebildeter Asphyxie, eine Reaktion, welche sich besonders in bezug auf die Länge der *Limnodrilus*-Individuen zu erkennen gibt. Diese Reaktion ist höchst bemerkenswert und machte mir während der Untersuchung viel zu schaffen, weil ich über ihre Natur volle Sicherheit erlangen wollte. Man konnte sich nämlich fragen, wieweit sich in den ökologischen Bedingungen eine Diskontinuität geltend machte, und wieweit die Tiere auf diese Diskontinuität auch mit einer Diskontinuität in der respiratorischen Kurve bei sinkender O_2 -Konzentration reagierten. Diese eigentümliche Sache erhält ihre einfache und natürliche Erklärung durch die Schlussfolgerungen aus den vorigen Kalkulationen. Wir haben ja gefunden, dass der erste gebogene Teil der respiratorischen Kurve dem Verlauf der Wanderung der respiratorischen Schicht bei sinkender allgemeiner O_2 -Konzentration entspricht. Nun müssen wir uns einen Punkt denken, wo die untere Grenze der respiratorischen Schicht unwillkürlich so weit entfernt liegt, dass sie unerreichbar wird für das Tier, welches inseriert am Boden sitzt. Dieser Punkt bezeichnet offenbar eine qualitative Grenze, und hier haben wir eine diskontinuierliche Reaktion der Tiere zu erwarten: *es erfolgt der Absturz*. Vor diesem Punkt reagieren die Tiere auf das Vorhandensein von O_2 in dem respiratorischen Medium, bei diesem Punkt selbst dagegen reagieren sie auf das Entweichen des O_2 , und hinter dem Punkt sind andere vorher unterdrückte Reizungen über die Reizschwelle getreten, die die Reaktionen der Tiere bestimmen. Dagegen hat elementarer O_2 ganz aufgehört, einen unmittelbaren Einfluss auf die Reaktionen der Tiere auszuüben, weder durch Vorhandensein, noch durch anhebendes Verschwinden. Der Absturz von maximaler Dyspnoë hinunter zu Asphyxie, bezeichnet also den Unterschied zwischen zwei Zuständen: der eine, dessen Funktion in der Apnoë-Eupnoë-Dyspnoëkurve illustriert ist, durch *den aktiven aërob-respiratorischen Mechanismus gestempelt, wodurch die anwesende, respiratorische Mikroschichtung ausgenutzt wird, der andre dagegen durch die Funktion des passiven Mechanismus, ausgeprägt durch eine bei Tubifex mit »dyspnoisch-asphyktischer Auswanderung« kombinierte Resistenz (= Notanaërobiose) gegenüber O_2 -Mangel, der ja in einer respiratorischen*

Makroschichtung besteht. Die Diskontinuität zwischen maximaler Dyspnoë und Asphyxie bezeichnet den Umschlag selbst, wobei der aërobe Mechanismus zu funktionieren aufhört und statt dessen die Notanaërobiose in Funktion tritt, weil die respiratorische Mikroschichtung in eine respiratorische Makroschichtung umschlägt. Die Leichtigkeit und Selbstverständlichkeit, mit welcher diese eigentümlichen Reaktionen zu erklären sind, bilden einen starken Beweis für die Richtigkeit meiner Auslegung der ökologischen Bedeutung der respiratorischen Bewegungen und Kurven.

Bei dieser Deutung der respiratorischen Kurve nahmen wir ausser einer wandernden respiratorischen Schicht zugleich auch an, dass die Darmatmung den ganzen respiratorischen Bedarf befriedigt. Wir haben schon früher (S. 116 ff.) beiläufig diese Frage diskutiert. Anatomische Tatsachen sprachen gegen der Hautatmung, aber zu Gunsten der Darmatmung. In derselben Richtung zeigten auch physiologische und ökologische Verhältnisse: die Röhrenbauten und die engen Gänge im Schlamm, die Apnoë. Weiter haben wir beim Studium der Diffusion gesehen (S. 124), dass auch dann, wenn die apnoischen Tiere sich verlängern, es kaum wahrscheinlich ist, dass dadurch die Haut in Kontakt mit grösseren O_2 -Mengen kommt. Auch der Effekt der Rythmik lässt sich von diesem Gesichtspunkt aus ungezwungen deuten; denn durch die Rythmik wird ja Wasser von einer bestimmten Beschaffenheit in den Bereich des Darmatmungsapparates, durch die O_2 -armen Wasserschichten hindurch, hinuntergepumpt. Die Längenveränderungen lassen sich gleich gut deuten; denn, wie wir gesehen haben, wird dadurch der Effekt der Pumpbewegungen reguliert, die ja wieder ihrerseits der Darmatmung dient. Wir sehen, dass die Deutung der respiratorischen Kurve durch die Annahme einer exklusiven Bedeutung der Darmatmung sich ausserordentlich vereinfacht, wogegen eine Behauptung, dass die Längenveränderungen noch ausserdem zur Aufgabe haben, die Grösse des respiratorischen Feldes zu regulieren, eine neue, völlig unbewiesene und sehr komplizierte Annahme ist, da *jedenfalls* die Längenveränderungen auch die Aufgabe haben, den rythmischen Effekt zu steigern. Das geringe Kaliber der Tiere begünstigt auch nicht die Annahme einer Hautatmung. Man könnte diesen Umstand eher gegen die erwähnte Annahme ausspielen; denn das Tier lebt ja grösstenteils in der anaëroben Zone, und natürlich könnte man wohl annehmen, dass hier der durch die Hautatmung aufgenommene O_2 wieder gleich gut durch dieselbe hinausdiffundieren könnte. Nun ist aber die Hautregion, die die Befriedigung der Respiration zur Aufgabe haben sollte im Verhältnis zum ganzen Tier sehr klein. Von diesen Argumenten wird demnach die Annahme einer exklusiven Bedeutung der Darmatmung nicht getroffen, sondern im Gegenteil gestützt. Auch scheint der Darmatmungsapparat Adaptionsvermögen gegenüber einem Wechsel im O_2 -Gehalt zu haben; denn anders lässt sich kaum das Sistieren der Nahrungsaufnahme deuten.

Was also nun die respiratorischen Mechanismen der *Tubificiden* anbetrifft, so sind wir hiermit zu einem Resultat gekommen, das in wesentlichen Punkten von dem abweicht, was man vorher in diesem und ähnlichen Fällen annahm, wo man die Hautatmung immer als den wesentlichsten Faktor ansah. Ökologisch gesehen

scheint aber die wellenförmige Rythmik nicht in einem so unmittelbaren Verhältnis zu den Respirationsprozessen als Ganzem zu stehen, wie es der Fall wäre¹, wenn die Hautatmung dominierte. In dem respiratorischen Mechanismus haben wir uns nun aber als zentralen Apparat statt, der Hautatmung, den bereits vorher beschriebenen Darmatmungsapparat zu denken. Der respiratorische Mechanismus ist demnach in mehreren Stufen aufgebaut, und die Längenreaktionen des Hinterkörpers und die Rythmik haben nur die Aufgabe, den Darmatmungsmechanismus in seiner Arbeit zu unterstützen.

Aber deshalb sind diese Funktionen keineswegs weniger interessant. Es ist wohl ziemlich einzig dastehend, wenigstens unter den in der Litteratur beschriebenen Fällen, dass ein Organismus die Fähigkeit hat, Schwankungen im respiratorischen Medium soz. zu regulieren durch einen reziproken Wechsel in der Länge eines schwingenden Körperteiles, wie es gerade bei der *Tubificiden* der Fall ist. Frühere beschriebene Fälle betonen vielmehr nur die Schnelligkeit der Bewegung. Wir haben ja seit langem gefunden, dass die Rythmik ihren Effekt durch den von ihr hervorgerufenen Wasserstrom ausübt, der jedoch in seiner Veränderlichkeit mehr den Veränderungen der Länge des Hinterkörpers als der Frequenz folgt. Es ist jedoch möglich, dass das Tier durch die Längenreaktion, die ja bei Eupnoë und Dyspnoë von indirekter Bedeutung ist, dadurch dass sie der Rythmik grössere Wirkung verleiht, ausserdem einen direkten Nutzen erfährt, weil die Längenreaktion dem respiratorischen Organ die respiratorische Schicht und den respiratorischen Wasserstrom entgegenführt.

Man könnte vielleicht der Meinung sein zu verneinen, dass die Phänomené, die ich als Apnoë, Eupnoë u. s. w. beschrieben habe, mit Rücksicht auf die letzten Tatsachen wirklich als solche zu bezeichnen sind. Demgegenüber bin ich aber der Meinung, dass man sich erstens immer daran erinnern muss, dass man es bei der Anwendung der erwähnten Terminologie immer nur mit analogen Funktionen zu tun hat und mit weiter nichts. Und zweitens, wollte man mir weiterhin bei den in Frage stehenden Tieren die Berechtigung zu der erwähnten Terminologie aberkennen, weil die beschriebenen Erscheinungen nicht in *genügend direktem* Verhältnis zu dem Respirationsprozess im Ganzen stehen, so könnte ich erwidern: stehen denn, im Vergleich mit den früheren Tatsachen, die Atembewegungen der Nasenlöcher des tracheotomierten Kaninchens oder des Frosches in einem genügend direkten Verhältnis zu dem Respirationsprozess im Ganzen, dass wir hier betreffs dieser Bewegungen berechtigt sind von Apnoë u. s. w. sprechen zu können oder nicht? Angesichts dessen, dass wir immer und immer derselben, unmöglich zu entscheidenden, übrigens ganz unwissenschaftlichen Fragestellung begegnen sollten, bin ich der Meinung, dass wir am besten tun, keine Ausnahmefälle unnötigerweise zu schaffen.

¹ Hiermit habe ich natürlich kein Urteil gefällt über den reizphysiologischen Verlauf, worauf ich in einer andern Arbeit zurückzukommen gedenke.

Ich referierte vor einiger Zeit (S. 73), dass BOHN unter den *Polychaeten* zwei Typen von respiratorischen Bewegungen gefunden hat, 1) solche, die in sinusoidalen Schwingungen bestehen und 2) solche, wo gürtelförmige Wälle das Tier entlang laufen. Würden wir die Sache näher analysieren, so finden wir, dass die Tiere in diesen beiden Fällen, ganz sicher, um die Hautatmung zu befriedigen, Wasser *den ganzen Körper* entlang durch die Röhren pumpen, in welchen sie leben. Anders liegen die Verhältnisse bei den *Tubificiden*, die in Röhren und Gängen wohnen, die sie dicht umschliessen. Hier hat die Bewegung die Aufgabe, Wasser *in den Bereich des Atmungsapparats der Hinterkörperspitze* zu pumpen. Ich stelle *die Tubificiden als dritten Typus* neben die von BOHN aufgestellten Gruppen und glaube, dass *Capitella*, wie auch aus der Gattung *Alma* die nicht kiementragenden Arten, zum selben Typus gehören. Doch können auch kiementragende Arten aus der Gattung *Alma* und aus der Familie der *Tubificiden* und *Capitelliden* dem obigen Typus sehr nahe kommen; denn es ist leicht möglich, dass die Kiemen- und Hautatmung nur accessorische Bedeutung haben.

Interessant hierin ist die Anpassung von *Lumbriculus*. Dieser Form fehlt die pumpende Wellenrythmik, nur die Schwankungen in der Hinterkörperlänge sind vorhanden. Die Längenreaktion vermag allein die Funktion zu erfüllen, die bei den *Tubificiden* durch einen viel komplizierteren Apparat befriedigt werden muss. Das deutet darauf, dass wir offenbar wohl tun, die Bedeutung des rythmischen Apparates bei den *Tubificiden* nicht zu überschätzen.

Man kann sich jedoch die Frage vorlegen, wie es möglich ist, dass eine Parallelität zwischen den Reaktionen der Tiere und der Aufwärtswanderung der respiratorischen Schicht zustande kommen kann, wenn man bedenkt, dass der Wechsel des O_2 -Gehaltes am Boden unter natürlichen Bedingungen seltener nur auf Veränderungen beruht, wie die Wasseraustauschmethode zeigt, und gerade in bezug auf diese legten wir ja den Sachverhalt klar. Da will ich, wie bereits schon einmal, betonen, dass die Wanderung der Schicht aufwärts nach einer gewissen Zeit sich verlangsamt und allmählich, wenigstens in der Natur, wo man es nicht mit kleinen, abgeschlossenen Volumen zu tun hat, eine gewisse Stabilität erreichen muss. Wir haben also in der abgeleiteten Kurve über die Aufwärtswanderung der respiratorischen Schicht nicht nur die Geschwindigkeit aufwärts zu sehen, sondern auch das relative Maass für die vertikale Höhe über dem Schlamm, in welche wir unter verschiedenen, allgemeinen O_2 -Konzentrationen die stabilisierte, respiratorische Schicht zu verlegen haben. Also diese Stabilitätslage unter verschiedenen Umständen, nicht die Geschwindigkeit der Aufwärtswanderung, ist hierbei von ökologischer Bedeutung. Die Stabilitätslage der respiratorischen Schicht liegt also bei hoher, allgemeiner O_2 -Konzentration nahe der Schlammoberfläche, während sie bei niedriger, allgemeiner O_2 -Konzentration bedeutend höhen liegt.

Wenn wir auch die Ergebnisse der Experimente nach der Methode »Altwerden des Wassers« nicht mit den natürlichen Verhältnissen ohne weiteres gleichsetzen dürfen, so will ich doch hervorheben, dass der Absturz zwischen maximaler

Dyspnoë und Asphyxie, so wie derselbe in diesen Experimenten demonstriert wurde (S. 81), ziemlich genau den Verhältnissen an Ort und Stelle gleichkommen muss. Einige Adaptionserscheinungen, wie sie in der Serie von Experimenten nach der »Wasseraustauschmethode« beschrieben wurden, dürfen nicht in Frage kommen, weil Sprünge wenigstens beim Abnehmen der O_2 -Konzentration nicht möglich sein können.

Was die Deduktion und die Annahme einer respiratorischen »Mikroschichtung« und »Makroschichtung« anbetrifft, so müssen diese Verhältnisse verschieden sein, je nachdem, ob wir Teiche, Flüsse, Seen und deren verschiedene Tiefenregionen, oder ob wir verschiedene Meeresgebiete und Meerestiefen betrachten, Fragen, die noch ihrer Lösung harren. Doch können wir als allgemein gültig annehmen, dass O_2 gleich über der Schlammoberfläche immer in Schichtung vorhanden ist, entweder in »Mikroschichtung« oder in »Makroschichtung«. Nur der erstere Typus bietet der episapropelischen Fauna und Flora aërobe Bedingungen; »Makroschichtung« dagegen deutet auf anaërobe Bedingungen, weil die O_2 -reichen Schichten hier zu weit von der Schlammoberfläche entfernt sind. Jedoch ist es natürlich, dass die Grenzen zwischen diesen beiden Schichtungen für die verschiedenen Arten verschieden sind.

Die O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht.

Wir haben uns viel mit dem Vorhandensein einer sogenannten respiratorischen Schicht beschäftigt. Dass es eine solche gibt, schliessen wir aus der auffallenden Kongruenz zwischen der respiratorischen Kurve der Tiere und der abgeleiteten Kurve über die Wanderung der O_2 -Schichten, oder richtiger gesagt, die Wanderung der Stabilitätslage derselben unter verschiedenen allgemeinen O_2 -Konzentrationen. Es wäre von grösstem Interesse die Beschaffenheit dieser Schicht kennen zu lernen. Natürlich ist jede direkte Analyse der O_2 -Konzentration ganz ausgeschlossen, da an irgendeine Form von genauer Probenahme aus einer Schicht von so minimalem Querschnitt nicht zu denken ist.

Indessen kann es interessieren, über ein hierhergehöriges Experiment zu berichten. Ich hatte einen 45 cm. hohen Glaszylinder mit einer Schicht Schlamm gefüllt und darüber Wasser bis zu dem luftdicht schliessenden Deckel gegeben. Als Versuchstiere benutzte ich *Tubifex* und *Limnodrilus*. Nach einiger Zeit waren viele Tiere (mehrere hundert, jedoch nur *Tubifex*) auf die Glaswand hinaufgeklettert und hatten sich da in normaler Richtung orientiert, d. h. mit dem Vorderteil nach unten und dem rythmisch sich bewegenden, hinteren Teil nach oben. Die Tiere hatten sich in einer ziemlich engbegrenzten Zone angesammelt, und zwar befand sich die grössere Menge in einem Niveau von 10 cm. über dem Schlamm. Bei einer Probenahme an der unteren Grenze der Ansammlung fand ich eine Konzentration von 1 cm.³ O_2 pr. l. Ich nahm noch anderen Proben, aber leider sind deren Werte infolge der unzulänglichen Methodik ziemlich diskutabel. Ich will in diesem Fall die O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht, deren Wanderung

das Experiment illustriert, = 1,5 cm.³ pr. l. schätzen (jedenfalls nicht unter 1 cm.³ pr. l.). Der Umstand, dass nur *Tubifex* (bei andern Experimenten auch *Lumbriculus*) die hier beschriebene *positive Aërotaxie* zeigt, hat seinen Grund darin, dass nur diese beiden Gattungen »dyspnoisch-asphyktische Auswanderung« eigen ist. Auch in der Natur spielt diese Aufwärtswanderung von *Tubifex* eine, wenn auch beschränkte Rolle; denn man findet dann und wann diese Tiere angeklammert an Gegenständen im Wasser, z. B. Zweigen, ganz sicher um den schlechten respiratorischen Verhältnissen in der Nähe der Schlammoberfläche zu entgehen.

Es gibt auch indirekte Möglichkeiten, die O₂-Konzentration wenigstens annähernd ermitteln zu können. Man kann nämlich die respiratorische Schicht der Tiere an die Wasseroberfläche verlegen; dadurch erhalten wir durch die Reaktionen der Tiere die Werte, die identisch sind mit der Reaktion der Tiere auf eine solche Schicht überhaupt. Eine Senkung der Wasseroberfläche, die sich in Kontakt mit der Atmosphäre befindet, in den Bereich des Tieres bedeutet annähernd dasselbe, wie eine verstärkte O₂-Zufuhr.

Ich beginne mit einer allgemeinen Beschreibung der Art und Weise der Tiere, auf die Wasseroberfläche zu reagieren. Asphyktische Tiere reagieren, wenn die Wasseroberfläche sich nähert, mit einer raschen, augenblicklichen, maximalen Längenreaktion von derselben Art, wie wir sie im O₂-Diffusionsexperiment gefunden haben. Wenn die Wasseroberfläche in vorliegendem Fall in die Nähe der Tiere gelangt, so führen sie das Hinterkörperende dieser entgegen und bringen sogar das distale Stück des Hinterkörpers in genauen Kontakt mit ihr in eine horizontale Lage. Der Winkel zwischen dem horizontalen und dem vertikalen Teile des Tieres war ziemlich scharf, wenn auch selten ein genau rechter. Die Rythmik stellt sich sehr schnell ein, und wenn die O₂-Diffusion sich genügend geltend zu machen anfängt¹, ziehen sich die Tiere allmählich hinunter in den Schlamm zurück, genau so, wie wir es vom O₂-Diffusionsexperiment her kennen. Befinden sich die Tiere in Dyspnoë, wenn sich die Wasseroberfläche nähert, so ist die vorhin beschriebene »Oberflächenreaktion« nicht ganz so ausgeprägt. Die Hinterkörperspitze folgt der Wasseroberfläche, je nach ihrem Sinken, ohne dass der Hinterkörper sich horizontal und in Kontakt mit ihr legt. Die Tiere zeigen also jetzt einen lange nicht so ausgeprägten O₂-Bedarf als nach vorhergehender Asphyxie. Genau wie die dyspnoischen Tiere, reagieren auch die Tiere, die vorher in normalem, rythmischen Zustand gewesen sind.

Sind die Tiere apnoisch oder in einem rythmischen Zustand, welche an Apnoë grenzt, so ist die Reaktion meistens eine andere. Die Tiere verschwinden mit einem schnellen Fluchtreflex im Schlamm, wenn sie die sich nähernde Wasseroberfläche berühren. Die Oberfläche übt in diesem Fall einen mechanischen Reiz aus. Nach einer Weile kommen die Tiere wieder hoch, jedoch ohne dann auf die Oberfläche zu reagieren, weder durch Kontaktreaktion noch durch Fluchtreflex, sondern sie bringen

¹ Natürlich ist die Rythmik in diesem Fall schwer zu studieren und geordnete Beobachtungen habe ich nicht darüber gemacht.

höchstens, je nach dem Niveau über dem Schlamm, die Spitze des Hinterkörpers in ihre Nähe.

Ich will nun einige Ergebnisse einzelner, etwas anders beschaffener Experimente berichten. Ich setzte drei normalorientierte *Limnodrilus*-Kulturen cirka 24 Std. asphyktischen Bedingungen aus. Darauf wurde das Wasser, als die asphyktischen Reaktionen bei den Tieren ganz ausgeprägt und stabil waren, bis auf ein Niveau von cirka 2 mm. über der Schlammoberfläche abgezapft. Sobald die Wasseroberfläche in ihre Nähe kam, reagierten die Tiere auf den hinein diffundierten O_2 mit maximaler Längenreaktion und legten den distalen Teil des Hinterkörpers gegen die Wasseroberfläche. Darauf folgten die Tiere dieser, je nach dem Grade, wie sie bei der Abzapfung sank, ohne die Länge des horizontalen (= distalen) Teiles des Hinterkörpers zu ändern; statt dessen ziehen sie den vertikalen (= proximalen) Teil hinunter. Sind die Tiere zu Beginn des Experimentes nur dyspnoisch, oder ist die Asphyxie nicht besonders weit gekommen, so zeigt sich dagegen, wie bereits gesagt,

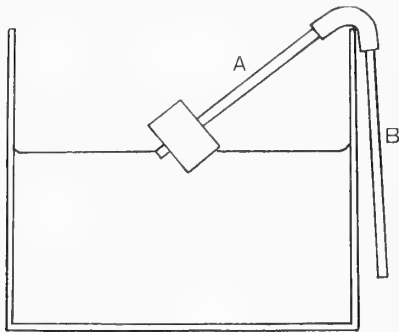


Fig. 31.

»Oberflächensaugender« Heber.
Erklärung im Text.

überhaupt keine Kontaktreaktion, sondern die Tiere folgen der Wasseroberfläche nur mit der alleräußersten Hinterkörperspitze, indem sie sich, in demselben Maasse, wie die Oberfläche sinkt, in den Schlamm hinunterziehen. Die Tiere reagieren so, wie dann, wenn Wasser mit stärkerer O_2 -Konzentration zugesetzt wird. Bestimmend für die Reaktion ist das Niveau der Oberfläche, welche in diesem Fall die respiratorische Schicht repräsentiert. Was die O_2 -Konzentration der Oberfläche anbetrifft, so ist sie wohl während des Abzapfens nicht besonders, wenn auch ein wenig gestiegen, da ich dabei einen »oberflächensaugenden« Heber benutzte¹. Äusserst wichtig ist

die Tatsache, dass alle diese Reaktionen Reflexbewegungen sind, sowohl das Aufsteigen zur Wasseroberfläche, wie die letzteren Erscheinungen im Zusammenhang mit der Senkung derselben.

Über die absolute O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht kann ich nunmehr eine Reihe von Schlussfolgerungen ziehen, mit Hilfe verschiedener, weiterer Beobachtungen. Wir haben keineswegs eine Konstanz zu erwarten. Es ist im Gegenteil als Arbeitshypothese mehr wahrscheinlich, dass die Tiere unter gewissen Bedingungen die eine, unter anderen wieder eine andere Konzentration zu erreichen suchen, je nach den grösseren oder geringeren Schwierigkeiten, welche

¹ Dieser Heber ist auf folgende Weise konstruiert: die beiden Schenkel A und B (Fig. 31) sind durch einen Gummischlauch verbunden. An der Mündung des Schenkels A ist ein Kork befestigt, welcher als Floteur dient, weshalb sich die Mündung des Hebers an der Wasseroberfläche befindet und aus dieser saugt. Natürlich wird auch hier Wasser aus der Tiefe aufgesogen, aber der Oberflächenzustrom muss doch die grösste Rolle spielen. Bei gewöhnlicher Heber-einrichtung geht die Wasserströmung nach der Tiefe, und durch die hierdurch veranlasste Zirkulation wird dass O_2 -freie oder O_2 -arme Wasser im Behälter bedeutend mit O_2 bereichert.

sich unter den verschiedenen Verhältnissen dem Tiere in den Weg stellen. Wir haben betreffs der O_2 -Konzentration dieser Schicht mit Schwankungen zu rechnen und zwar mit einer *Optimumkonzentration* und einer *Minimum-* resp. *Maximumgrenze*. Betr. folgender Auseinandersetzungen s. Fig. 32.

Die Minimumgrenze kann man bestimmen. Dabei gehen wir am besten von der Kurve über die Lageveränderungen der auf S. 120 erwähnten O_2 -Schicht aus. Wir nehmen weiter an, dass Wasser zugegossen wird von einer Konzentration, welche

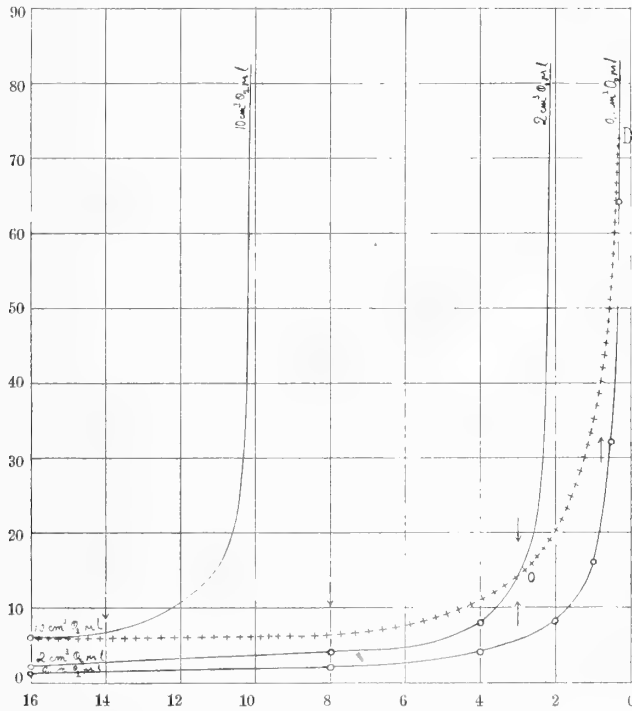


Fig. 32.

Diagramm über die Breite der respiratorischen Schicht. Abszisse = allgemeine O_2 -Konzentration; Ordinate = relatives Niveau der O_2 -Schichten über dem Schlamm. Das gegenseitige Verhältnis betr. der Initialniveaus der O_2 -Schichten ist schätzungsweise gewählt. O = Lage des Optimums; D = diskontinuierlicher Abfall. Die nach unten gerichteten Pfeile zeigen an, dass die Tiere höhere O_2 -Konzentrationen und damit höher gelegene Wasserschichten fliehen, die nach oben gerichteten dagegen dass die Tiere höhere O_2 -Konzentrationen und damit höher gelegene Wasserschichten aufsuchen. Kurve über die Wanderung der respiratorischen Schicht = + + + + +. Kurven über die Lageveränderungen der verschiedenen O_2 -Schichten = —————.

der O_2 -Konzentration der betreffenden Schicht entspricht; diese Schicht erstreckt sich also von der Schlammoberfläche bis an die Wasseroberfläche. Ein Tier, konstruiert nach dem *Tubificiden*-Typus, das einer solchen Schicht nachgeht, muss bei dieser Konzentration eine Diskontinuität in der Reaktion zeigen, weil die untere Grenze der respiratorischen Schicht für das Tier bei diesen labilen Verhältnissen bald ausser Reichweite wandert. Die entsprechende O_2 -Konzentration ist bei diesem Beginn einer Makroschichtung beinahe der allgemeinen O_2 -Konzentration, die in dem Gefäss

bei maximaler Dyspnoë vorhanden ist, gleichzusetzen. Die allgemeine O_2 -Konzentration, bei welcher Dyspnoë eintritt, ist mir festzustellen gelungen; sie beträgt ungefähr $0,08 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$ (S. 80) und die erwähnte, minimale O_2 -Grenzkonzentration ist wohl nicht viel tiefer zu suchen. Der Dyspnoëschenkel der Kurve bezeichnet die immer stärker ausgeprägten, infraoptimalen Verhältnisse, wo sich das Tier mit wachsender Schwierigkeit den äusseren Veränderungen adaptiert. Wir haben mehreres gefunden, was hierauf hinweist. Schon vor dem Dyspnoëmaximum, bei einer allgemeinen Konzentration von circa $0,4 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$, hören die Tiere auf, Nahrung aufzunehmen, und weiter ist die anhebende Auswanderung bei *Tubifex* schon bei einer allgemeinen O_2 -Konzentration von $1,1 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$, welche annähernd als Grenze zwischen Dypnoë und Eupnoë anzusehen ist, beweisend. Auch treten der vorher erwähnte positive Aërotropismus (S. 87) und die positive Aërotaxie (S. 131) erst jetzt auf.

Betreffs Länge und Rythmik können wir uns nun genau so eine maximale O_2 -Grenzkonzentration denken. Eine solche wäre wahrscheinlich da zu suchen, wo das Tier sich mittels Veränderungen in Länge und Rythmik einer noch grösseren O_2 -Konzentration nicht weiter zu adaptieren vermag, um dadurch der grösseren O_2 -Zufuhr zu entfliehen. (Natürlich sind damit nicht die Anwesenheit anderer Adaptionsapparate ausgeschlossen, die noch feiner die O_2 -Zufuhr regulieren können). Eine Reihe von Beobachtungen zeigen, dass die O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht sich über eine bedeutende Breite in dieser Richtung erstrecken muss. Gerade auf Grund der Art und Weise, wie die Tiere auf die Wasseroberfläche reagieren, wurde es mir möglich, hier Folgerungen zu ziehen. Ragen die Tiere infolge hoher O_2 -Spannungen geringfügig aus dem Schlamm heraus, und wird die Wasseroberfläche so tief gesenkt, dass sie mit der Spitze des Hinterkörpers in Berührung kommt, so zieht sich das Tier (abgesehen von den oft eintretenden, aber bald vorübergehenden Fluchtreflexen) dessen ungeachtet nicht weiter hinunter, sondern bleibt mit einer Länge von etwa 1 bis 2 mm. und ohne Rythmik fortgesetzt in Kontakt mit der Wasseroberfläche. Wir können in diesem Fall als sicher annehmen, dass die O_2 -Spannung bedeutend höher sein muss als $0,08 \text{ cm.}^3 \text{ pr. l.}$ Unter diesen Bedingungen (Temp. $+ 15^\circ \text{ C.}$) absorbiert nämlich das Wasser circa $7 \text{ cm.}^3 O_2 \text{ pr. l.}$, und die Oberschicht muss infolgedessen nach einiger Zeit diese O_2 -Konzentration haben. Wenn offenbar nicht weit entfernt, so ist jedoch damit die erwähnte, maximale O_2 -Konzentration noch nicht ganz völlig erreicht; denn wie wir uns erinnern, waren die Tiere bei den höchsten, allgemeinen O_2 -Konzentrationen in den Wasseraustauschexperimenten nicht höher oben als $< 1 \text{ mm.}$ Der Apnoëschenkel der Kurve würde dann die supraoptimalen Verhältnisse bezeichnen, wo es dem Tier, bei steigenden, extremen Bedingungen, immer schwerer wird, sich durch entsprechende Reaktionen dem Einfluss von allzu starker O_2 -Konzentration zu entziehen. Auch war von dem positiven Aërotropismus keine Spur zu entdecken. Man könnte sich auch denken, dass das Tier bei einer zu hohen O_2 -Konzentration schliesslich gezwungen würde, die Schlammoberfläche ganz aufzugeben und voll-

ständig in den Schlamm zu kriechen. Eine solche Reaktion habe ich jedoch nicht konstatieren können, aber sie ist dennoch möglich, wenn auch in diesem Fall nur bei höherem Druck und reiner O_2 -Atmosphäre.

In bezug auf das Optimum muss ich mich nur auf Vermutungen beschränken. Ich bin geneigt anzunehmen, dass die optimale O_2 -Konzentration da zu suchen ist, wo der Mechanismus, der die respiratorischen Reaktionen bestimmt, am wenigsten angestrengt wird. Diese Lage ist keineswegs leicht zu bestimmen: mit Rücksicht auf die Längenreaktion glaube ich, dass eine Länge der Asphyxielage von *Limnodrilus* entsprechend, diese minimale Anstrengung von Seiten des aktiven, aërob-respiratorischen Mechanismus fordert, weil das Tier hierbei keiner respiratorischen Schicht folgt. Diese asphyktische Länge ist schwer zu bestimmen; denn die Tiere sind in diesem, durch Abwesenheit von O_2 charakterisierten Teil der respiratorischen Kurve unruhig, aber nach vielen Beobachtungen fand ich, dass sie für grössere Individuen cirka 6—10 mm. beträgt. Beim Projizieren dieser Länge auf den aëroben Teil der Kurve, habe ich diesen Längenzustand bei Tieren gefunden, die ausnahmsweise nicht anfangen rythmische Bewegungen auszuführen, als die allgemeine O_2 -Konzentration cirka 2—3 cm.³ O_2 pr. l. war. Das Optimum wäre dann betreffs der respiratorischen Kurve ungefähr an das Knie des aëroben Teils zu setzen, wo im allgemeinen das herrscht, was ich normalen rythmischen Zustand oder Eupnoë genannt habe. Dieses Stadium ist durch Unregelmässigkeiten im Einsetzen der Rythmik bezeichnet, somit eine *Freiheit*, der respiratorischen Schicht direkt oder indirekt zu folgen. Ich bin nun der Meinung, dass diese grosse Freiheit der Tiere bei ihrer Wahl, direkt oder indirekt den respiratorischen Schichten zu folgen, auch die grössten Möglichkeiten in der Adaption bedingt; *das bedeutet also ein Optimum.*

Im übrigen muss die Lage der respiratorischen Schicht von dem Zustand abhängig sein, in welchem sich das Tier vorher befand. Dahin deutet die Kontaktreaktion auf die Wasseroberfläche bei verschiedenen Umständen: diese Reaktion ist immer sehr energisch nach vorhergehender, langandauernder Asphyxie, besonders wenn das O_2 -freie Wasser mit anaëroben Stoffwechselprodukten in hohem Grad verunreinigt war. Darum (und auch auf Grund reizphysiologischer Studien an diesen Tieren) bin ich der Ansicht, dass diese »Oberflächenreaktion«, die möglicherweise als ein — und wohl als einziges — Argument für eine Hautatmung angesehen würde, physiologisch nur als eine Vergiftung des Adaptionsmechanismus anzusehen ist, welche sich darin äussert, dass die Tiere die respiratorische Schicht höher verlegen als gewöhnlich. An einer normalen Entwicklung dieser Reaktion werden sie durch die Wasseroberfläche ganz einfach verhindert.

Damit haben wir gefunden, dass die *Tubificiden* sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen *Veränderungen in der O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht adaptieren* können, was ja in Übereinstimmung mit den gegebenen, ökologischen Verhältnissen steht, die eine grosse, aktive Anpassungsbreite fordern (S. 33 ff.). Man fragt sich vielleicht, in welchem Verhältnis diese Breite in der O_2 -Konzentration der respiratorischen Schicht zu den, in den vorigen Kapiteln wiedergegebenen, respiratorischen

Kurven steht, die von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus untersucht worden sind, die ja zeigten, wie die Tiere trotz der Veränderungen in der allgemeinen O_2 -Konzentration eine respiratorische Schicht von einer bestimmten O_2 -Konzentration aufsuchen und dabei mit ihren Reaktionen folgen; ein Verhältnis, das in den Kurven so klar zum Ausdruck kommt. Wir sind auf diese Weise auf die Spur von zwei ganz verschiedene, aktiven, respiratorischen Anpassungen gekommen, wovon die eine es den Tieren möglich macht, die Breite der respiratorischen Veränderungen einzuengen und damit den Tieren ein grosses, respiratorisches Anpassungsvermögen verleiht, die andere dagegen es den Tieren ermöglicht, die respiratorischen Medien direkt auszunutzen, trotz Veränderungen, die allzu gross sind, um sie einzuengen. Wir können zusammenfassend sagen, dass es klar ist, dass die inneren, adaptiven Reaktionen nicht die äusseren, ökologischen Umstände umgehen können, sondern sich statt dessen in die gegebenen Verhältnisse als eine Art Umrahmung einfügen müssen: darum demonstrieren die respiratorischen Kurven die Abhängigkeit der Reaktionen von diesen äusseren Verhältnissen so deutlich. Durch die grosse Anpassungsbreite der Tiere dagegen ist zwar die respiratorische Kurve ein wenig verschoben, der ökologische Zusammenhang aber nicht verwischt. Die *Tubificiden* sind mit Rücksicht auf den aërob-aktiven Mechanismus *euryoligoxybiontische* Organismen (FEHLMANN 1917).

Andere Mechanismen im Dienste der äusseren Respiration habe ich nicht gefunden. BUDGE (1850) hat zwar beschrieben, dass *Tubifex* eine ziemlich grosse Anzahl von »Respirationsblasen» oder »Respirationsschlingen» besitzt. »Diese Organe bei *Tubifex* sind denen analog, welche man bereits bei vielen kiemenlosen Ringelwürmern angetroffen hat.» Es geht jedoch deutlich aus den Figuren in der erwähnten Abhandlung hervor, dass es die Nephridien waren, denen BUDGE diese Bedeutung gab. In der Zeit, als BUDGE seine Untersuchung veröffentlichte, war man im allgemeinen der Ansicht, dass die Nephridien der *Anneliden* diese Bedeutung hätten.

Zum Schluss will ich nun noch mit einigen Worten analoge Verhältnisse bei anderen Konstituenten in der episapropelischen Fauna erwähnen. Die Reaktionen der *Eristalis*- und *Ptychoptera*-Larven und anderer zahlreicher Wasserinsekten auf die Wasseroberfläche oder, besser gesagt, auf die Atmosphäre über dieser, können als Reaktionen auf eine respiratorische Schicht analogisiert werden. PAUSE (1919, S. 419, 429) hat beschrieben, wie die *Chironomiden*-Larven sich bei O_2 -Mangel weiter und weiter aus ihren Röhren herausstrecken, um diese schliesslich ganz zu verlassen und sich in höhere Wasserschichten zu begeben. Indem er der Ansicht ist, dass das respiratorische Feld auf den Analanhängen und Tubuli zu finden ist, zieht er (aber nur für die Schwimmbewegungen) die Folgerung, dass diese zur Aufgabe haben das Tier in Berührung kommen zu lassen mit »sauerstoffreicherem» Wasser und nicht mit einer grösseren Wassermenge, während die Abdominalschwingungen die letztere Aufgabe haben.

Möglicherweise sind die von BOUWHOL (1902) beschriebenen Asphyxiereaktionen

von *Spirographis Spallanzanii* und auch andere zweifelhafte Fälle (diese Abh., S. 73 ff.) von den in den letzten Kapiteln hervorgehobenen Gesichtspunkten aus zu betrachten.

Eine interessante Angabe finden wir in der vorher erwähnten Untersuchung von KROGH (1919), weil es sich vermutlich um Anpassungen an respiratorische Schichtung bei einem ganz anderen aktiven respiratorischen Mechanismus, dem Hämoglobin, handelt. Marine Grundfische (*Pleuronectes platessa*) haben im Gegensatz zu »high sea fishes« (er untersuchte *Gadus morrhua*) ein Hämoglobin, welches bei einer etwas niedrigeren O_2 -Konzentration funktionsfähig ist. Dies will er nicht als die Folge von einem wahren O_2 -Mangel erklären, sondern »it may well be that the mechanical ventilation of the gills is so much hindered in a fish lying partially buried in the bottom that it becomes essential for it to be able to utilise the oxygen down to a lower tension«. Es ist offenbar, dass, wenn das Tier Wasser aus einer respiratorischen Schicht pumpt, dies dieselbe Bedeutung hat, wie das von KROGH angenommene mechanische Hindernis. Dass wir übrigens in marinen Verhältnissen im allgemeinen mit durchwegs hohen O_2 -Konzentrationen und damit mit Mikroschichtung zu tun haben, zeigen die Tabellen in den Publikationen von Conseil pour l'exploration de la mer (1905—1910). Auch habe ich selbst gefunden, durch einige wenige Proben in Öresund, wo jedoch die hydrographischen Verhältnisse eigenartig sind, dass das Wasser ganz in der Nähe eines sehr zersetzungsfähigen Schlammes beinahe O_2 -gesättigt ist.

Übrigens sind analoge Angaben in der Litteratur sehr selten, was sicher darauf beruht, dass das Sapropel keiner allseitigen Analyse als ökologisches Substrat unterworfen worden ist.

V. Die Einwirkung der Kohlensäure auf die respiratorischen Mechanismen.

Die respiratorischen Reaktionen der Tubificiden auf Änderungen in der CO_2 -Konzentration.

Hiermit gehe ich von der Untersuchung der respiratorischen Kurve zu einer Analyse der Reaktionen der Tiere auf Veränderungen in der CO_2 -Konzentration über. Man könnte sich möglicherweise denken, dass die Veränderungen der CO_2 -Konzentration eine Rolle spielen könnten bei dem Entstehen der O_2 -Kurve. Diese Veränderungen, welche sich gleichzeitig mit dem Sinken des O_2 -Gehaltes geltend machen, beruhen teilweise auf der Methodik, und es könnte vielleicht durch dbzgl. verbesserte Anordnungen dem Übelstand bis zu einem gewissen Grade abgeholfen werden. Diese bessere Methodik sollte vielleicht darin bestehen, dass die

CO₂ ausgekocht würde. Dies ist aber praktisch schwer auszuführen und würde mehr Arbeit als Erfolg herbeiführen; denn was schlimmer ist: die mit der Zeit eintretende Zunahme an CO₂-Gehalt in den Experimenten ist gar nicht zu vermeiden; sie ist ebenso unmöglich zu umgehen, wie die O₂-Zehrung. Wir benützen im Experiment Schlamm, und ebenso wie wir gefunden haben, dass die O₂-Zehrung als eine seiner wesentlichsten, ökologischen Eigenschaften anzusehen ist, ebenso haben wir mit seiner Fähigkeit zu rechnen, CO₂ zu produzieren. Im übrigen gibt das Studium der Einwirkung von CO₂ auf die *Tubificiden* Antwort auf eine Reihe spezieller, interessanter Fragen. In dem allgemeinen Bericht über das hierhergehörige Faunagebiet haben wir berührt, dass mit der Resistenz gegen O₂-Mangel eine ausgesprochene Resistenz gegen eine Reihe von Destruktionsprodukten, darunter auch CO₂, parallel laufen muss. Ein Studium der Wirkung der CO₂ auf die *Tubificiden*, muss ausserdem von Interesse sein, weil man sie und auch besonders H^{*} als treibendes Agens in manchen rhythmischen Mechanismen angesehen hat.

Natürlich ist es von besonderem Interesse, zu sehen, wie die Tiere auf irgendwelchen *Wechsel* in der CO₂-Konzentration reagieren, und diesen Typus von Reaktionen soll das unten angeführte Experiment näher beleuchten. Hierbei verfuhr ich auf analoge Weise, wie bei dem O₂-Experiment nach der »Wasseraustauschmethode«, nur dass ich in dem vorliegenden Fall unter Beibehalten einer annähernd konstanten O₂-Konzentration (die jedoch zufolge der O₂-Zehrung sinkt), die CO₂-Konzentration steigerte. Die Forderung eines konstanten O₂-Gehalts ist bei gewöhnlichen intermediären O₂-Konzentrationen und gleichzeitig niedrigen O₂-Konzentrationen nicht schwer zu verwirklichen. Ich benutzte in diesem Experiment eine gewisse Quantität Wasserleitungswasser, dessen O₂-Konzentration sich nicht so schnell ändert, und setzte diesem eine ebenfalls bestimmte Menge gekochtes Wasser zu. Dadurch erhielt ich eine O₂-Konzentration, welche so niedrig war, dass wenn eine Erhöhung in der CO₂-Konzentration eventuell eine Senkung in der Aktivität der Tiere zur Folge haben sollte, es ohne weiteres zu konstatieren war, da nicht schon vorher eine Apnoëerscheinung, bedingt durch zu hohen O₂-Gehalt, vorhanden war. Andererseits war Spielraum genug für eine möglicherweise eintretende Erhöhung in der Aktivität der Tiere. Von der gekochten Wassermenge nahm ich jedesmal eine verschiedene, aber bestimmte Quantität, welche mit CO₂ gesättigt und danach der übrigen Wassermischung zugesetzt wurde. Darauf analysierte ich diese auf CO₂ und O₂ und das Wasser war fertig zur Verwendung beim Experiment.

Bei niedriger CO₂-Konzentration verfuhr ich bei der Analyse in der üblichen Weise (S. 17), d. h. bei der WINKLERSchen Analyse benutzte ich die gewöhnlichen Reagenzmengen, und bei der CO₂-Analyse nahm ich, wie gewöhnlich, 200 cm.³ des Wassers zur Probe. War die CO₂-Konzentration jedoch höher, so setzte ich zu der O₂-Probe die doppelte Menge Reagenz hinzu, und für die CO₂-Analyse nahm ich nur 100 cm.³ als Probewasser, um nicht allzuviel von der Titrierflüssigkeit zu verbrauchen; die Parallelproben stimmten jedenfalls sehr gut überein.

Schliesslich jedoch kam ich in der Experimentserie, wo ich von niedrigeren

auf höhere O_2 -Konzentrationen stieg, dabei zu einem Punkt, wo sich grosse Schwierigkeiten einstellten, als es galt, ein Wasser zu erhalten mit einigermaassen konstanter O_2 -Konzentration, die eine weitere Erhöhung des CO_2 -Gehalts zulies. Die Schwierigkeit lag gerade in der Kollision dieser beiden Forderungen. Ich betonte vorhin, dass ich die Wasserquantität, welche mit CO_2 gesättigt wurde, von dem abgekochten Wasser nahm. Dieses Verfahren hatte seinen Grund darin, dass ich vermeiden wollte, dass gleichzeitig mit der CO_2 -Sättigung des Wassers O_2 herausgetrieben werden sollte. Durch diese Methode konnte ich die beiden Gase recht gut dosieren. Wollte ich aber sehr grosse CO_2 -Konzentrationen haben, so reichte dieses Quantum gekochten Wassers für die CO_2 -Sättigung nicht aus, und ich wurde gezwungen, auch einen Teil des O_2 -reicheren Wassers der Mischung zu benutzen. Um aber den O_2 -Verlust zu kompensieren, musste ich O_2 einführen, was wiederum CO_2 -Verlust mit sich brachte. Ich hatte also mit zwei Variablen zu operieren, deren Wirkung aufeinander von entgegengesetzter Natur war. Um einigermaassen die Gasverhältnisse bestimmen zu können, war ich gezwungen, dann und wann während der Zubereitung sowohl CO_2 - wie O_2 -Analysen zu machen, wobei ich in bezug auf letztere aus der Farbe des Niederschlags einigermaassen auf die Beschaffenheit der O_2 -Konzentration schliessen konnte. Die Prozedur war schwer, weshalb man nicht auf Variationen in der O_2 -Konzentration rechnen oder viele Partialexperimente bei hohem CO_2 -Gehalt verlangen darf. Bei Abschluss der Partialexperimente in der Serie machte ich wiederum CO_2 - und O_2 -Analyse, wonach das Wasser im Experiment vollständig abgezapft und durch neues ersetzt wurde.

Das Resultat habe ich nach genau denselben Prinzipien zusammengestellt, wie in der tabellarischen Behandlung der Werte der O_2 -Experimente, teils mit »Zwischenobservationen« in Tabelle XI, teils ohne diesen und nach steigender CO_2 -Konzentration in Tabelle XII. In dieser letzteren habe ich jedoch nur die Analyse und Ablesung angeführt, die das Partialexperiment abschloss, wo die Tiere Zeit genug gehabt haben sich einigermaassen den veränderten Verhältnissen adaptieren zu können (nach 24 Std.). Ausserdem habe ich mit Hilfe dieser letzteren Tabelle XII eine Reihe von Kurven (Fig. 33–36) aufgestellt, zum Teil für einzelne Tiere, zum Teil Durchschnittskurven vom M- und M'-Typus, nach denselben Prinzipien, denen ich vorher (S. 58) bei der Analyse der O_2 -Experimente folgte.

Bei Untersuchung der Tabellen und Kurven finden wir, wie die Frequenz von dem normalen Wert, welchen sie bei niedriger CO_2 -Konzentration hat, bei den höchsten CO_2 -Konzentrationen auf 0 herabsinkt. Eine ausgeprägte und regelmässige Steigerung der Frequenz, welche die Folge einer Hyperaktivität bilden würde, kann man nicht bei der CO_2 -Anreicherung spüren, obgleich die Frequenz auf und nieder zu gehen pflegt. Schliesslich bei hoher CO_2 -Konzentration sinkt sie, ehe sie überhaupt ganz aufhört hat, auf Werte, welche bedeutend geringer sind als die Initialwerte, welche die Frequenz zeigt, wenn sie bei sinkender O_2 -Spannung anhebt, nachdem sich die Tiere vorher in O_2 -Apnoë befunden haben. Es ist demnach klar, dass CO_2 wenigstens in diesem Falle eine lähmende Wirkung auf den rythmischen

TABELLE XI.

| Dat. | | 19/10 1919 | | | | 20/10 | | | | 21/10 | | | | |
|---|------|------------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|------|
| Ewz. | | 1150 | 1335 | 180 | 315 | 1140 | 1340 | 85 | 320 | 1010 | 1340 | 80 | 305 | |
| Temp. | | 14,3 | 13,8 | 14,6 | 15 | 14,8 | 14 | 15 | 14,8 | 13,8 | 14 | 13,7 | 14,3 | |
| L. | Nr 1 | l. | 6 | 5 | 10 | 5 | 6 | 9 | 6 | 7,5 | 11,5 | 4,5 | 4,5 | 4,5 |
| | | f. | 30,5 | 24,6 | 0 | 0 | 25,8 | 21,1 | 32,3 | 28,3 | 22 | 23,1 | 18,4 | 26,7 |
| | Nr 2 | l. | 9,5 | 8,5 | 6 | 6 | 6,5 | 10 | 9 | 7 | — | 5,5 | 5,5 | 5,5 |
| | | f. | 31,5 | 30,5 | 30,5 | 35,5 | 36,6 | 36,7 | 31,3 | 32,4 | — | 35,9 | 26,4 | 31,9 |
| | Nr 3 | l. | 5,5 | 4 | 6 | 6 | 6,5 | 6 | 7 | 6,5 | 6 | 5 | 6,5 | 6,5 |
| | | f. | 28,5 | 30,5 | 28,3 | 30,2 | 27,8 | 25,6 | 30,8 | 29,7 | 29,6 | 28,8 | 23,8 | 26,2 |
| Nr 4 | l. | 4,5 | 5 | 5 | 5 | 6 | 4,5 | 3,5 | 5 | 10,5 | 5 | 10,5 | 13 | |
| | f. | 36,7 | 32,8 | 31,7 | 35,5 | 36,1 | 34,7 | 34,7 | 36,4 | 29 | 33,7 | 0 | 0 | |
| Nr 6 | l. | — | 5 | 5,5 | 4,5 | 4,5 | 2,5 | 7 | 4,5 | 7,5 | 4,5 | 5 | 6 | |
| | f. | — | 38,2 | 42,9 | 44,4 | 42,2 | 32,3 | 33,6 | 34,9 | 0 | 26,6 | 0 | 0 | |
| T. | Nr 5 | l. | 4,5 | 5 | 5,5 | 8,5 | 5,5 | 5 | 13 | 8,5 | 4,5 | 5 | 12 | 4,5 |
| | | f. | 67,4 | 57,1 | 44,1 | 71,4 | 56,1 | 55 | 0 | 53,6 | 56,6 | 64,5 | 0 | 47,7 |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 5,2 | 4,8 | 5,1 | | | 4,7 | 4,8 | | | 4,8 | | 4,4 | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 1,3 | 2,2 | 4,3 | | | 4,5 | 6,6 | | | 6,5 | | 16,3 | |

(Forts.)

| Dat. | | 22/10 | | | | 23/10 | | | | 24/10 | | | | |
|---|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|------|
| Ewz. | | 1050 | 1220 | 85 | 250 | 1150 | 1320 | 95 | 260 | 950 | 1250 | 105 | 235 | |
| Temp. | | 13,7 | 14,5 | 14,9 | 13,9 | 14,1 | 13,7 | 14,5 | 14,3 | 14 | 14,8 | 14,4 | 14,3 | |
| L. | Nr 1 | l. | 5 | 4 | 5,5 | 4,5 | 6 | 6 | 7 | 11 | 7,5 | 5,5 | 8 | 7 |
| | | f. | 25,4 | 27,6 | 22 | 24,7 | 24,6 | 26,2 | 0 | 0 | 23,3 | 25 | 0 | 0 |
| | Nr 2 | l. | 7 | 7 | 9 | 9 | 8,5 | 7 | 8 | 8,5 | 7,5 | 7 | 9 | 9 |
| | | f. | 30,5 | 34,7 | 27,6 | 29,4 | 28,5 | 29,7 | 21,5 | 22,1 | 24,8 | 27,4 | 21,4 | 19,2 |
| | Nr 3 | l. | 5,5 | 5,5 | 8 | 8 | 8 | 6,5 | 16 | 10,5 | 9 | 8 | 8,5 | 11,5 |
| | | f. | 22,6 | 23,5 | 21,8 | 21,7 | 22,6 | 21,5 | 16,9 | 17,5 | 21,1 | 23,1 | 16,5 | 11,2 |
| Nr 4 | l. | 11 | 14 | 12,5 | 13,5 | 16 | 11 | 10 | 12,5 | — | 14 | 9,5 | 11,5 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | 0 | 0 | |
| Nr 6 | l. | 5 | 4,5 | 6 | 5,5 | 5 | 9 | 8 | 6 | 4 | 4 | 6 | 7,5 | |
| | f. | 20,8 | 21,7 | 0 | 0 | 19,4 | 0 | 0 | 13,4 | 20,1 | 20,7 | 0 | 0 | |
| T. | Nr 5 | l. | 5 | 5 | 14 | 7 | 7 | 9 | 9 | 5 | 5 | 7,5 | 9 | 11,5 |
| | | f. | 52,2 | 57,7 | 0 | 59,4 | 46,2 | 46,9 | 0 | 38,5 | 42 | 42,6 | 0 | 0 |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | | 4,2 | 4,3 | | | 4 | 4,9 | | | 4,5 | | 4,7 | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | 15,7 | 24,9 | | | 24,2 | 47,8 | | | 48,9 | | 94,8 | |

Betr. Tabellerklärung s. Forts. S. 141.

(Forts.)

| Dat. | | 25/10 | | | 26/10 | | | 27/10 | | | | | |
|---|------|-------|------|------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|-------|-----|
| Ewz. | | 405 | 975 | 1145 | 125 | 1140 | 1405 | 15 | 85 | 285 | 1120 | 1235 | |
| Temp. | | 14,8 | 14 | 14,5 | 14,3 | 13,7 | 13,7 | 15,5 | 14 | 15,4 | 13,5 | 13,8 | |
| L. | Nr 1 | l. | 5 | 6,5 | 6,5 | 7 | 5,5 | 5,5 | 5,5 | 6,5 | 6 | 7 | 6 |
| | | f. | 20,3 | 18,3 | 18,2 | 14,7 | 16,3 | 13,1 | 0 | 7,9 | 11,6 | 10,2 | 9,7 |
| | Nr 2 | l. | 17 | 8,5 | 7,5 | 15,5 | 9 | 7,5 | 15 | 13 | 10,5 | 13,5 | 13 |
| | | f. | 9,8 | 19,9 | 23,1 | 10,3 | 16,6 | 15,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Nr 3 | l. | 15 | 11 | 9 | 16,5 | 17 | 7,5 | 11,5 | 12 | 14,5 | 13,5 | 8,5 |
| | | f. | 0 | 16,3 | 12,3 | 0 | 8,4 | 11,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9,5 |
| Nr 4 | l. | 14 | 12 | 10 | 12 | 10,5 | 10 | 10,5 | 12,5 | 13,5 | 11 | 9 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Nr 6 | l. | 10 | 4 | 3,5 | 11,5 | 7 | 8 | — | 8,5 | — | 8,5 | 8 | |
| | f. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 | — | 0 | 0 | |
| T. | Nr 5 | l. | 14,5 | 10 | 4,5 | 13,5 | 9 | — | — | — | — | 5 | |
| | | f. | 0 | 36,6 | 39 | 0 | 0 | — | a. | — | — | — | 0 |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | | | 4,2 | 4,1 | 3,8 | 4,8 | | | | | 4,5 | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | 94,8 | 165,8 | 161,8 | 398,4 | | | | | 384,8 | |

Die Werte der CO₂-Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode«, »Zwischenobservationen« angeführt. Ewz. = Einwirkungszeit in Minuten; a. = ausgewandert (das *Tubifex*-Individuum wanderte in die Kulturröhre des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 6 über). Übrige Bezeichnungen s. auch Tab. II. (S. 55).

Mechanismus ausübt. Dass CO₂ in anderen Fällen auch eine solche Wirkung hat und dabei als ein Narkotikum anzusehen ist, ist bekannt und schon vorher beschrieben. WALLENGREN (1914) hat gezeigt, dass *Aeschna*-Larven bei grösserer CO₂-Anhäufung schliesslich ganz unbeweglich auf dem Boden liegen bleiben infolge eintretender Lähmung, ohne sich, wie bei O₂-Dyspnoë, hinauf an die Wasseroberfläche zu begeben. Für die rythmische Darmatmung dieser Tiere hat derselbe Verfasser und schon vorher BABÁK und FOUSTKA (1907) bewiesen, dass sie einem allgemeinen Abflauen unterliegt und schliesslich ganz aufhört.

Was die Wirkung der CO₂ auf die Längenreaktionen anbelangt, so ist diese wohl von *kompensatorischer* Art. Das tritt zwar wenig ausgeprägt auf den Tabellen und Kurven hervor, aber doch so deutlich, dass wir es offenbar nicht mit einer »quantité négligéable« zu tun haben. Sie macht sich am besten für das blosse Auge bemerkbar; dass sie in den Kurven so wenig hervortritt, beruht vor allem auf der Skala, in welche sie eingezeichnet ist. Die Skala ist dieselbe, wie bei allen andren graphischen Zusammenstellungen, welche ich gemacht habe. Dass Konsequenz hierbei von Wichtigkeit ist, wird sich gleich zeigen. Doch kommen in den Längenreaktionen auf CO₂ grosse Unregelmässigkeiten vor. Zum grössten Teil beruhen sie wohl einfach auf technischen Ungenauigkeiten bei der Registrierung, da es

TABELLE XII.

| Dat. | | 19/10 | 20/10 | 21/10 | 22/10 | 23/10 | 24/10 | 25/10 | 26/10 | 27/10 | |
|---|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|
| Ewz. | | 1335 | 1340 | 1340 | 1220 | 1320 | 1250 | 1145 | 1405 | 1235 | |
| Temp. | | 13,8 | 14 | 14 | 14,5 | 13,7 | 14,8 | 14,5 | 13,7 | 13,8 | |
| L. | Nr 1 | l. | 5 | 9 | 4,5 | 4 | 6 | 5,5 | 6,5 | 5,5 | 6 |
| | | f. | 24,6 | 21,1 | 23,1 | 27,6 | 26,2 | 25 | 18,2 | 13,1 | 9,7 |
| | Nr 2 | l. | 8,5 | 10 | 5,5 | 7 | 7 | 7 | 7,5 | 7,5 | 13 |
| | | f. | 30,5 | 36,7 | 35,9 | 34,7 | 29,7 | 27,4 | 23,1 | 15,2 | 0 |
| | Nr 3 | l. | 4 | 6 | 5 | 5,5 | 6,5 | 8 | 9 | 7,5 | 8,5 |
| | | f. | 30,5 | 25,6 | 23,8 | 23,5 | 21,5 | 23,1 | 12,3 | 11,3 | 9,5 |
| | Nr 4 | l. | 5 | 4,5 | 5 | 14 | 11 | 14 | 10 | 10 | 9 |
| | | f. | 32,8 | 34,7 | 33,7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Nr 6 | l. | 5 | 2,5 | 4,5 | 4,5 | 9 | 4 | 3,5 | 8 | 8 |
| | | f. | 38,2 | 32,3 | 26,6 | 21,7 | 0 | 20,7 | 0 | 0 | 0 |
| | M | l. | 5,5 | 6,4 | 4,9 | 7 | 7,9 | 7,7 | 7,3 | 7,7 | 8,9 |
| | | f. | 31,3 | 30,1 | 29,6 | 21,5 | 15,5 | 19,2 | 10,7 | 7,9 | 3,8 |
| M' | l. | 5,5 | 6,4 | 4,9 | 5,3 | 6,5 | 6,1 | 7,7 | 6,8 | 7,3 | |
| | f. | 31,3 | 30,1 | 29,6 | 26,9 | 25,8 | 24,1 | 17,9 | 13,2 | 9,6 | |
| T. | Nr 5 | l. | 5 | 5 | 5 | 5 | 9 | 7,5 | 4,5 | — | 5 |
| | | f. | 57,1 | 55 | 64,5 | 57,7 | 46,9 | 42,6 | 39 | — | 0 |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 4,8 | 4,7 | 4,8 | 4,2 | 4 | 4,5 | 4,2 | 3,8 | 4,5 | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | 2,2 | 4,5 | 6,5 | 15,7 | 24,2 | 48,9 | 94,8 | 161,8 | 384,8 | |

Die Werte der in Tab. XI. behandelten CO₂-Experimentserie nach der »Wasseraustauschmethode«; »Zwischenobservationen« weggelassen. M u. M' s. Text; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II. (S. 55).

schwer ist, eine feinere Registrierungsmethode zu erreichen als die, mit dem Zirkel zu messen. Ich erwähnte, dass es von grösserem Vorteil ist, bei verschiedenen Serien graphischer Zusammenstellungen in der Abhandlung konsequent dieselbe Skala anzuwenden, als diese in den verschiedenen Fällen zu wechseln, um das besondere Aussehen der Reaktion hervorzuheben. Wenn wir die Längenreaktionen bei wechselnder O₂- und CO₂-Konzentrationen vergleichen, so sehen wir ohne weiteres, dass die Reaktion in letzterem Fall von bedeutend kleinerem Umfange ist. Wir können daraus schliessen, dass diese Reaktionen auf CO₂ ökologisch und physiologisch von ganz anderer Natur sind, zum Unterschied von den Reaktionen auf O₂-Wechsel. Ausserdem können wir bei genauer Untersuchung finden, dass die Länge anfangs ziemlich schnell steigt, sich aber dann relativ konstant verhält, trotz starker Erhöhungen in den CO₂-Konzentrationen. Daraus folgt, dass eine direkte

Parallelität nicht vorhanden ist zwischen den Längenreaktionen der Tiere und der Steigerung in der CO₂-Konzentration.

Dagegen ist es möglich, auch wenn grosse Unregelmässigkeiten vorkommen, eine Parallelität zwischen der Zunahme in der Länge und der Abnahme in der Frequenz zu spüren. Wenn die letztere rasch abzunehmen anfängt,

wächst die Länge im selben Grade. Ist die Frequenz dann einmal auf 0 gesunken, so nimmt die Länge nicht mehr zu. Deshalb möchte ich aus all diesen Gründen annehmen, dass wir es hier mit einem Kompensationsphänomen zwischen Länge und Rythmik zu tun haben. Damit können wir natürlich keinen grösseren Ausschlag in der Längenreaktion erwarten als den, welcher dem Kompensationswert entspricht, den der rythmische Effekt hat, und der seinerseits durch die O₂-Konzentration des Wassers bestimmt wird. Die Reaktionen der *Tubificiden* auf CO₂ spielt sich demnach in sehr viel engerem Rahmen ab, als es der Fall ist bei den Reaktionen auf Abänderungen in der O₂-Konzentration (s. Fig. 37).

Man kann jedoch von diesen Zahlen als von einer Basis für Berechnungen der Kompensationswerte des Rythmikeffekts kaum ausgehen, da die Tiere bedeutende Unregelmässigkeiten zeigen. Das einzige *Tubifex*-Exemplar, das in diesem Experiment zur Anwendung kam, zeigte sich besonders unregelmässig in seinen Reaktionen. Sowohl bei niedrigster O₂-Konzentration, wie bei höchstem CO₂-Gehalt zeigt es grosse Unruhe, welche sich in lokomotorischen Aktionen äusserte, und bei einer Konzentration von 398 cm.³ CO₂ pr. l. wanderte es aus in eine andere Kultur, wo es jedoch möglich war, es weiter zu beobachten. Bei diesem Tier war es so gut wie unmöglich, Kompensationen zwischen Länge und Rythmik zu konstatieren. Die Rythmik zeigt zwar eine deut-

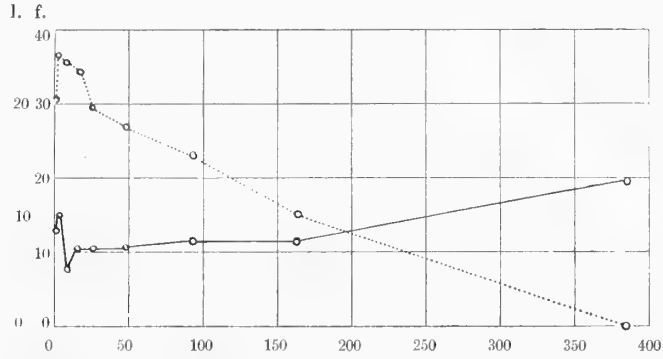


Fig. 33.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 2. auf verschiedene CO₂-Konzentrationen. Abszisse = CO₂-Menge in cm.³ pr. l.; Ordinate = Frequenz (f) und Länge des freien Hinterkörpers (l) in mm. Frequenzkurve =; Längenkurve = ———.

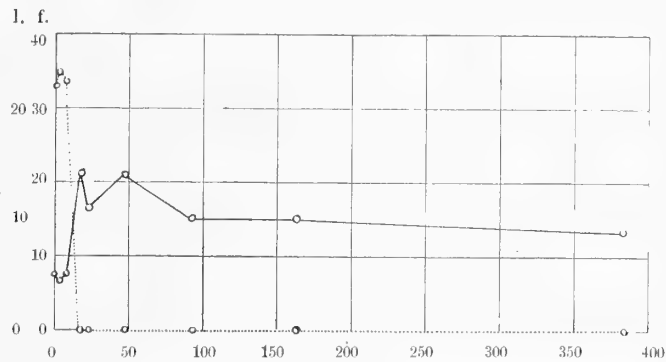


Fig. 34.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4. auf verschiedene CO₂-Konzentrationen; betr. Figurenerklärung s. Fig. 33.

liche Senkung, aber die Länge ist allzu unregelmässig, um Folgerungen in dieser Richtung zuzulassen.

Man könnte vielleicht den Einwand machen, dass gegenüber meiner Auseinandersetzung, in welcher ich annehme, dass die Rythmik die primäre Einwirkung

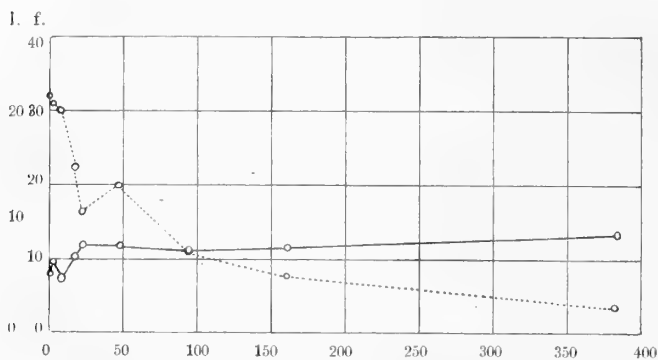


Fig. 35.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene CO₂-Konzentrationen; betr. Figureerklärung s. Fig. 33.

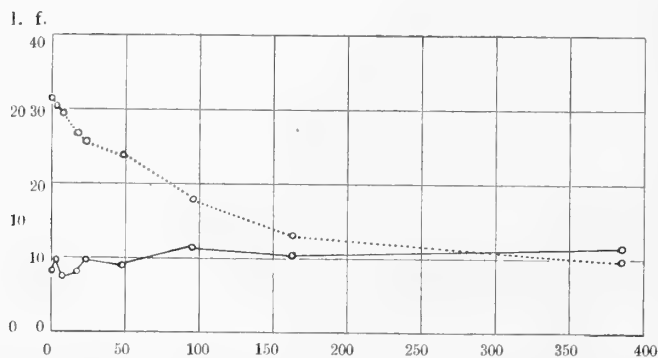


Fig. 36.

Mittelkurve (M'-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene CO₂-Konzentrationen; betr. Figureerklärung s. Fig. 33.

zwischen Länge und Rythmik, und deren Kompensation während der CO₂-Vergiftung.

Ich habe gefunden, dass bei der vollentwickelten Asphyxie, welche durch O₂-Mangel hervorgerufen wird, die Nahrungsaufnahme gänzlich aufhört. Dagegen fand ich jedoch bei allerhöchster CO₂-Konzentration, gleichviel ob die Tiere in dieser Beziehung einer Einwirkung längere Zeit ausgesetzt waren, kein solches Sistieren der Nahrungsaufnahme. Aber, was um so schärfer hervortritt, ist die erstaunliche Langsamkeit, mit der die Detritussäule vorwärtsgeschoben wird.

In diesen hier beschriebenen verschiedenen Arten von lähmenden Einflüssen auf Grund von CO₂-Anreicherung stecken reflektorische Reaktionen. Andererseits kann man aber auch behaupten, dass es sich hier um langsam verlaufende Zu-

erfährt, und dann nur mittelbar durch diese die CO₂ Veränderungen auf die Länge ausübt, man möglicherweise annehmen könnte, dass der kausale Zusammenhang umgekehrt wäre, eine Einwendung, welche schwer zu widerlegen ist. Allerdings habe ich konstatiert, dass diese lähmende Wirkung der CO₂ sich nicht nur gegenüber der respiratorischen Rythmik geltend macht, sondern überhaupt bei allen andern Bewegungen, z. B. der rein lokomotorischen Peristaltik, den orientierenden Richtungsbewegungen, und der nutritiven Pressung des Darmes. Aber mehr generell gesagt, können jedoch im Grunde genommen alle diese Reaktionen auf einer Wirkung der CO₂ auf einem tonischen Apparat beruhen, der die Längenreaktionen des Hinterkörpers regulieren könnte. Dies ändert jedenfalls im Prinzip nichts an den Beziehungen

standsveränderungen handelt. Wir würden in der Tat bei einer sorgfältigen Untersuchung der mit den Zwischenobservationen ausgeführten Tabelle (Tab. XI) finden, dass CO_2 in ihrer Wirkung äusserst kompliziert ist. Man sieht nämlich, wie die Rythmik immer nach dem Wasserwechsel schon bei ziemlich mittelmässiger CO_2 -Konzentration auf einmal aufhört, um nach einiger Zeit wieder einzusetzen. Diese eintretende Hemmung beruht offenbar auf einer reflektorischen Wirkung der CO_2 . Jedoch habe ich hierüber keine besonderen, experimentellen Analysen gemacht. Auch in diesem Fall ist die erwähnte Kompensation in der Länge zu sehen, und zwar deutlicher ausgeprägt als sonst, selbst bei dem *Tubifex*-Exemplar. Diese Hemmung der Rythmik wird mehr und mehr persistierend, je höher die CO_2 -Konzentration steigt, bis die Rythmik schliesslich für immer aufhört; wenigstens tritt sie nicht nach 24 Std. ein (= die Zeit für jedes Partialexperiment), wie die Tabelle zeigt. In diesem letzteren Fall haben wir es mit wahren Zustandsveränderungen, Vergiftungen, zu tun.

Man könnte vielleicht glauben, dass wir es hierbei mit einer Eigentümlichkeit in der Steigung der respiratorischen Schicht zu tun haben. Es wäre nämlich denkbar, dass hier eine Apnoë vorläge, die, nachdem die respiratorische Schicht genügend hoch gestiegen wäre, in normalen rythmischen Zustand überginge. Man könnte möglicherweise glauben, dass die O_2 -Zehrung bei höherer CO_2 -Konzentration

aufhörte. Aber diese Annahme kann ich durch Resultate von direkten Experimenten widerlegen, die ich bald referieren werde. Diese zeigen, dass die O_2 -Zehrung ungefähr dieselbe ist, trotz ansehnlicher Veränderungen in der CO_2 -Konzentration.

Es zeigt sich, dass die Zeit für diese reflektorische Hemmung sich nicht sehr regelmässig verhält bei zunehmender CO_2 -Konzentration. Das hat seinen Grund ganz einfach in der Methodik, welche in dieser Beziehung nicht ganz befriedigend ist. Um diese Seite zu studieren, müsste man die Tiere in gewöhnlichem Wasser mit konstantem O_2 -Gehalt und ausserdem mit niedriger CO_2 -Konzentration halten. Von diesem Wasser als Intermedium müsste man die Tiere direkt in die besonderen Partialexperimente überführen, aber nach jedem von diesen, sie sich immer wieder in dem Intermedium ausruhen lassen. Wenn möglich, muss dann eine grössere Regelmässigkeit in den genannten Erscheinungen entstehen, die man unter den vorliegenden experimentellen Bedingungen nicht erwarten kann, da ich die Tiere dabei ununterbrochen von niedrigerer auf höhere CO_2 -Konzentration führte ohne

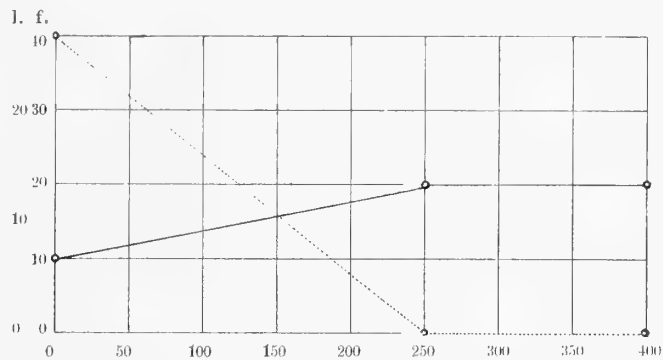


Fig. 37.

Diagramm über die Wirkung der verschied. CO_2 -Konzentrationen auf die respiratorischen Reaktionen insbesondere auf das gegenseitige Verhältnis zwischen l. u. f.

Betr. Figureklärung s. Fig. 33.

dazwischenliegende, mit normalen Bedingungen ausgerüstete Intermedien, wo sich die Tiere erholen konnten. Die Folgen müssen kompliziert werden, und bei der augenblicklichen Lage der Dinge unentwirrbare Summationserscheinungen ergeben, wenn man auch, wie gesagt, die grossen Züge unterscheiden kann. Es geht aus den Zwischenobservationen der erwähnten Tabelle hervor, dass in jedem einzelnen Partial-experiment mit der Zeit Veränderungen in den Reaktionen der Tiere stattfinden, weshalb es schwer sein möchte, eine Durchschnittskurve zu erhalten. Die M'-Kurve ist jedoch ziemlich regelmässig, und muss wohl im Gegensatz zu der M-Kurve als ein adäquater Ausdruck für die Wirkung der CO₂ angesehen werden. Auch RINGER und PHEAR (1894—1895) haben konstatiert, dass *Tubifex* ohne Schlamm in mit CO₂ gesättigtem Wasserleitungswasser im Anfang eine starke Lähmung zeigt, die sich am lokomotorischen Apparat geltend macht, dass aber diese Lähmung nach einiger Zeit wieder zurück geht und die Tiere wieder »perfectly active« werden. Es ist klar, dass diese Verfasser dieselbe eigentümliche Wirkung der CO₂ beobachtet haben, welche ich vorhin beschrieb. Jedoch wird, wie gesagt, das Tier, wenn die CO₂-Konzentration sehr hoch ist, allmählich träger in seinen Bewegungen, also nicht wieder »perfectly active«. Diese Hemmung oder, richtiger gesagt, Vergiftung, übt noch einige Zeit ihre Wirkung aus, wenn die Tiere auch schon wieder in normale Verhältnisse gebracht worden sind. Wann diese Nachwirkung aufhört, kann ich nicht genau angeben, aber nach anderen Beobachtungen zu urteilen, reagieren die Tiere wieder normal nach einem einwöchigen Aufenthalt in normalem Medium. Jedenfalls kann dieser grosse Widerstand der Tiere den CO₂-Spannungen gegenüber Staunen erregen.

Das Resultat dieser Serie von Experimenten kann demnach dahin zusammengefasst werden: CO₂ hemmt die Rythmik reflektorisch, die aber bei nicht allzu hohen Konzentrationen nach einiger Zeit mit geschwächter Frequenz wieder eintritt, was darauf deutet, dass CO₂ ausserdem als Narkotikum wirkt. Sind die CO₂-Konzentrationen sehr hoch, so wird die Rythmik entweder für immer sistiert, oder sie hat bei ihrem Wiedereinsetzen eine äusserst niedrige Frequenz: die Lähmung ist stärker ausgeprägt. Bei dieser Wirkung auf die Rythmik zeigt sich eine entsprechende Kompensation in der Länge (zu beachten die Einwendungen, welche gemacht werden könnten). Ich sehe es als unmöglich an, dass CO₂ auf Grund dieser ihrer Wirkung als hemmender und erlähmender Faktor, gleichzeitig als treibendes Agens für den rythmischen Apparat dienen kann. Im übrigen wird diese Seite und die eventuelle Rolle der CO₂ beim Zustandekommen und bei der Gestaltung der respiratorischen Kurve durch folgende Experimente besser beleuchtet werden.

Die respiratorische Kurve der Tubificiden bei hoher CO₂-Konzentration.

Es bleiben noch eine Reihe von Fragen unbeantwortet, welche zwar durch die vorige Serie von Experimenten schon teilweise beleuchtet wurde, die aber das folgende Kapitel zu beantworten sucht. Bei Anordnung des hierhergehörigen Experi-

menten verfuhr ich folgendermaassen. Ich benutzte 4 Kuvetten, in jeder 4 Kulturen mit je einem Tier. Nachdem die Kuvetten offen gestanden hatten, und dadurch in direkten Kontakt mit dem Kühlwasser gekommen waren, füllte ich nach einer Anzahl präliminärer Ablesungen gleichzeitig alle Kuvetten mit Wasser, welches durch gleichzeitiges Einleiten von CO_2 und O_2 so weit wie möglich mit diesen beiden Gasen gesättigt war. Von diesem Wasser nahm ich auf die gewöhnliche Weise eine Probe zur Analyse am Anfang des Experimentes. Darauf wurden die Kuvetten geschlossen und das Experiment nach der Methode »Altwerden des Wassers« angeordnet. Auch hier resultiert diese in einer O_2 -Zehrung, während der CO_2 -Gehalt im grossen und ganzen derselbe bleibt oder, wie in diesen Experimenten, zum Teil auf Grund der Absorption durch den Schlamm, sinkt. Jedoch ist das Defizit in den verschiedenen Kuvetten verschieden, eine Eigentümlichkeit, deren Ursache ich nicht kenne. Man kann sagen, dass das Experiment eigentlich ein O_2 -Experiment bei hoher CO_2 -Konzentration ist, aber es muss trotzdem erst in diesem Zusammenhang behandelt werden.

Auf Grund der Beobachtungsergebnisse ist Tabelle XIII. nach der vorherigen Methode aufgestellt, wobei ich jedoch zwei von den Kuvetten nicht verzeichnet habe. Diese Tabelle ist zu vergleichen mit der bereits behandelten Tab. VI. über die Experimente nach der Methode »Altwerden des Wassers« (S. 83.) Die beiden Experimente sollten sich nämlich von Anfang an komplettieren und wurden nach derselben Methode und mit denselben Tieren ausgeführt. Die brauchbaren Kulturen (in den beiden Serien wurden einige dadurch unbrauchbar, weil die Experimentstiere auswanderten) haben in den beiden Serien dieselben Nr.-Bezeichnungen beibehalten, weswegen es nicht schwer ist, Vergleiche anzustellen. Trotzdem die entsprechenden Kuvetten nicht zu ganz entsprechenden Zeitpunkten geöffnet und analysiert wurden, ist es möglich, eine Reihe von Folgerungen zu ziehen.

Eine Frage, die auf Grund des Resultates von diesem Experiment zu beantworten möglich war, ist: übt CO_2 eine Wirkung aus auf die respiratorische Kurve, und wie ist diese Wirkung? Man tut am besten, die Tiere der Kuvette A in den beiden Tabellen zu vergleichen. Man findet bei der Untersuchung, dass die CO_2 -Anreicherung zur Folge hat, dass sich die Rythmik bedeutend später zeigt, und zwar, nach allem zu urteilen, bei bedeutend niedrigerer O_2 -Konzentration. Diesbezüglich ist Nr. 2. in Kuvette C von besonderem Interesse. In CO_2 -reichem Wasser zeigt dieses Tier nur einmal Rythmik, nämlich bei dem Dyspnoëmaximum, während es in CO_2 -armem Wasser schon bei $3,2 \text{ cm.}^3 \text{ O}_2 \text{ pr. l.}$ Rythmik zeigt.

Der eigentliche Verlauf der Reaktion betrifft Länge und Rythmik zeigt im übrigen dieselbe Gestaltung unter CO_2 -Anreicherung und unter normaler CO_2 -Spannung. Bei der hohen CO_2 -Spannung, können die geringen CO_2 -Anreicherungen, welche als Folge der Zersetzung des Schlammes auftreten, nichts bedeuten. Auch muss die CO_2 -Diffusion unter diesen Umständen wenigstens im Anfang von oben nach unten in den Schlamm gerichtet sein. Aus diesen gesammelten Tatsachen können wir mit voller Sicherheit den Schlusssatz ziehen, dass weder CO_2 an und für sich, noch die CO_2 -

Diffusion, die respiratorische Kurve prinzipiell verändern, und dass der allgemeine Charakter der letzteren allein vom O₂ bestimmt wird. Eine Schwankung des CO₂-Gehaltes in einem O₂-Experiment kann ganz sicher die verschiedenen Momente in

TABELLE XIII.

| Dat. | | 30/9 1919. | | | | 1/10 | | | | 2/10 | | | |
|---|------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | | 15 ⁸⁵ | 17 ³⁰ | 18 ⁵⁰ | 3 ²⁰ | 16 | 19 | 23 | 28 ²⁵ | 40 ⁴⁵ | 43 ³⁵ | 47 ⁴⁵ | 52 |
| Ewz. | | 15 ⁸⁵ | 17 ³⁰ | 18 ⁵⁰ | 3 ²⁰ | 16 | 19 | 23 | 28 ²⁵ | 40 ⁴⁵ | 43 ³⁵ | 47 ⁴⁵ | 52 |
| Temp | | 13,4 | 13,4 | 13,4 | 13 | 13,2 | 14,3 | 14,2 | 15,4 | 14,4 | 14,4 | 14,5 | 16,4 |
| L. | Nr 1 | l. 5 f. 0 | 4,5 0 | 6,5 0 | — — | 5 0 | 6 0 | 7 0 | 10 0 | 6 0 | 8 0 | 7,5 0 | 6 0 |
| | Nr 2 | l. 5 f. 20,3 | 4,5 0 | 6,5 19,3 | 4,5 0 | 5,5 0 | 6,5 0 | 7,5 0 | 9 0 | 12,5 0 | 10 0 | 11,5 0 | 13 0 |
| T. | Nr 3 | l. 3,5 f. 53,2 | 3,5 39,5 | 5 41,4 | 4 0 | 5 0 | 5 0 | 5 0 | 6,5 0 | 11 0 | 7,5 0 | 6,5 0 | 7,5 0 |
| | Nr 4 | l. 2 f. 47,7 | 2,5 47,7 | 2 38,2 | 3 0 | 2,5 22,6 | 4,5 0 | 5 0 | 5,5 0 | 4,5 37,3 | 4 23,2 | — | 7 31,1 |
| Cm. ³ O ₃ pr. l. | | 5,1* | | 4,9 | 7,1 | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | | | 206,4 | | | | | | | |
| (Forts.) | | | | | | | | | | | | | |
| Dat. | | 3/10 | | | | 4/10 | | | | 5/10 | | | |
| | | 64 ²⁰ | 68 ⁴⁰ | 71 ⁴⁰ | 76 ¹⁵ | 88 ²⁰ | 92 ⁴⁵ | 96 ⁵ | 99 | 111 ⁴⁰ | 115 ³⁵ | 118 ²⁰ | 120 ⁵⁵ |
| Ewz. | | 64 ²⁰ | 68 ⁴⁰ | 71 ⁴⁰ | 76 ¹⁵ | 88 ²⁰ | 92 ⁴⁵ | 96 ⁵ | 99 | 111 ⁴⁰ | 115 ³⁵ | 118 ²⁰ | 120 ⁵⁵ |
| Temp. | | 15,8 | 14,7 | 14,9 | 15,8 | 15,8 | 15,5 | 15,2 | 15,7 | 15,6 | 15,4 | 15,5 | 15,5 |
| L. | Nr 1 | l. 8,5 f. 0 | 11 14 | 13 0 | 10 0 | 14,5 0 | 16 0 | 15 13,2 | 18,5 18,1 | 17,5 24,9 | 13 33,7 | — | 20 30 |
| | Nr 2 | l. 7 f. 10 | 6,5 10,7 | 11,5 10,8 | 11,5 12,6 | 10 16,9 | 12,5 16,3 | 13 18,2 | 17 18,5 | 15,5 26,3 | 17 31,9 | 19,5 28,6 | 18,5 27,5 |
| T. | Nr 3 | l. 5 f. 35,1 | 9 32,1 | 4 48 | 12,5 0 | 6 38 | 6 42,9 | a. | — | — | — | — | — |
| | Nr 4 | l. 7 f. 31,1 | 5 49,2 | 4,5 36,4 | 10 32,3 | 5 39,2 | 5 45,5 | 8,5 43,8 | 8,5 38,5 | 8 48,8 | 10 49,6 | 15,5 45,8 | 15,5 50 |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | 0,6 |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | 156,3 |

Betr. Tabellerklärung s. Forts. S. 149.

demselben durch die verspätete Rythmik verschieben. Darum ist es möglich, dass es, wenigstens manchmal, auf Komplikationen in dieser Hinsicht beruht, wenn die Frequenz- und Längenmaxima nicht immer zusammenfallen.

Eine andere Frage berührt die rythmische Eigenschaft der Bewegungen und ihre Abhängigkeit von der CO₂-Spannung. Man ist in manchen Fällen zu der An-

sicht gekommen, dass die CO₂ die besondere Aufgabe hat, die Rythmik der Atembewegungen der Säugetiere zu treiben, eine Ansicht, welche von WINTERSTEIN (1911 a, 1911 b) ernstlich angegriffen wurde. Mit Rücksicht auf unser Objekt finden wir, dass die Rythmik in ihrer Wirksamkeit retardiert wird durch Hemmungen und Er-

TABELLE XIII. Forts.

| Dat. | | 30/9 1919. | | | | 1/10 | | | | 2/10 | | | | 3/10 | | | | |
|---|--|--------------------|------------------|------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|--|
| Ewz. | | 15 ³⁵ | 17 ³⁰ | 18 ⁵⁰ | 3 ²⁰ | 16 | 19 | 23 | 28 ²⁵ | 40 ⁴⁵ | 43 ³⁵ | 47 ⁴⁵ | 52 | 64 ²⁰ | 68 ⁴⁰ | 71 ⁴⁰ | 76 ¹⁵ | |
| Temp. | | 13,4 | 13,4 | 13,4 | 13 | 13,2 | 14,3 | 14,2 | 15,4 | 14,4 | 14,4 | 14,5 | 16,4 | 15,8 | 14,7 | 14,9 | 15,8 | |
| L. | Nr 1 | l. 4,5 f. 22 | 4,5 22,3 | 4 26,9 | 6 0 | 4,5 0 | 6,5 0 | 8,5 0 | 8,5 0 | 7 0 | 8 0 | 8,5 0 | 10 0 | 6 0 | 9 0 | — — | 13 0 | |
| | Nr 2 | l. 5,5 f. 0 | 4,5 0 | 3,5 0 | 4 0 | 6 0 | 5,5 0 | 3,5 0 | 5 0 | 5 0 | 4,5 0 | 4 0 | 5 0 | 7,5 0 | 12 0 | 9 0 | 11 0 | |
| T. | Nr 3 | l. 4,5 f. 0 | 5,5 0 | 3,5 0 | 4 0 | — — | 4 0 | 4 0 | 3 0 | 5,5 0 | 5 0 | 4 0 | 5,5 0 | 6,5 0 | 2,5 25 | 4 30,3 | 9 0 | |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | | 5,1* | | 4,9 | 7,1 | | | | | | | | | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | | | 206,4 | | | | | | | | | | | | |
| (Forts.) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Dat. | | 4/10 | | | | 5/10 | | | | 6/10 | | | | | | | | |
| Ewz. | | 88 ²⁰ | 92 ⁴⁵ | 96 ⁵ | 99 | 111 ⁴⁰ | 115 ³⁵ | 118 ²⁰ | 120 ⁵⁵ | 122 ⁵⁰ | 136 ²⁰ | 139 ³⁵ | 141 ²⁵ | | | | | |
| Temp. | | 15,8 | 15,5 | 15,2 | 15,7 | 15,6 | 15,4 | 15,5 | 15,5 | 15,5 | 15 | 15 | 15,2 | | | | | |
| L. | Nr 1 | l. 12,5 f. 12,9 | 8 14,7 | 13,5 0 | 15 — | 8 18,4 | 16,5 18 | 19 23,2 | 21,5 22,4 | 25 26,3 | u. | 6 0 | 15 0 | | | | | |
| | Nr 2 | l. 12,5 f. 0 | 10 0 | 12,5 0 | 13 0 | 22,5 0 | 18 0 | 24,5 16,5 | 24,5 0 | 16,5 u 0 | 5,5 0 | 4 0 | — — | | | | | |
| T. | Nr 3 | l. 9,5 f. 0 | 10 0 | 11 27 | 14,5 46,9 | 14 34,7 | 14 56,5 | 21 54,5 | 26 44,4 | 21,5 48,8 | — — | — — | — — | | | | | |
| | Cm. ³ O ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | 0,06 | | | | |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | | | | | | | | | | | | | | | 175,9 | | | |

Kuv. C.

Die Werte der CO₂-Experimentserie nach der Methode »Altwerden des Wassers«. * Probenahme zu Beginn der Serie am 29. X. 1919, 8^b nachm. Ewz. = Einwirkungszeit in Stunden und Minuten; betr. Bezeichnungen s. auch. Tab. II. (S. 55).

lahmungen infolge der CO₂-Akkumulation. Ausserdem können wir wohl mit Recht annehmen, dass die CO₂-Spannung innerhalb und ausserhalb des Tieres im ganzen dieselbe ist; da muss eine CO₂-Anreicherung in dem Tier, bewirkt durch die Arbeit der Zellen, unendlich wenig bedeuten im Verhältnis zu dem Ganzen. Wir werden in vorliegendem Fall einfach gezwungen, der CO₂ jede Rolle in der angedeuteten

Richtung abzusprechen. Aber andererseits finden wir, wie schon gesagt, dass durch den abnehmenden O_2 -Gehalt die Rythmik in Gang gesetzt wird. Es ist also damit klar, dass wir in diesem letzten Umstand mittelbar oder unmittelbar das physiologische Agens zu suchen haben, welche diese treibt.

VI. Die Einwirkung der Temperatur auf die respiratorischen Mechanismen.

Die Reaktionen der Tubificiden auf Temperaturwechsel.

Ein anderer bei den Laborationen zu berücksichtigender Faktor ist natürlich die Temperatur. Ihre Einwirkung habe ich in dem vorher referierten Experiment so weit wie möglich zu eliminieren gesucht, durch Einrichtung einer Wasserspülung, welche die Temperatur ziemlich konstant erhält. Aber manchmal waren die Temperaturvariationen schwer zu vermeiden, besonders beim Wasserwechsel und in den kälteren Jahreszeiten, wenn das Laboratorium geheizt wurde. Da machte sich der Wechsel in der Zimmertemperatur und, in noch höherem Grade, in der Temperatur des Wasserleitungswassers, welches zur Kühlung benutzt wurde, bemerkbar. Die Wasserleitung lief im Erdgeschoss in der Wand, und die Wirkung der Heizung kann man sich leicht vorstellen. Unter diesen Umständen konnte die Temperatur sogar zwischen $+10^\circ C.$ — $+20^\circ C.$ schwanken. Jedoch hat sie in den Experimenten, welche bisher referiert wurden, höchstens nur um ein paar Grad geschwankt. Jedenfalls war es aus diesem Anlass wünschenswert, die Wirkung der Temperatur kennen zu lernen, welche schon an und für sich interessant zu untersuchen ist.

Ich benutzte in dem Experiment 5 Kulturen mit je einem *Limnodrilus*-Exemplar. Sie wurden erst einige Tage in Wasser von bestimmter O_2 - und CO_2 -Konzentration gehalten. Das Gefäß, das 4 l. umfasste, war etwa 5 cm. breit, 20 cm. lang und 40 cm. hoch. Die Temperatur suchte ich während dieses präliminären Stadiums so konstant wie möglich zu halten. Nachdem die Tiere einige Zeit diesen Bedingungen ausgesetzt waren, und ich mich durch mehrere übereinstimmende Observationen davon überzeugt hatte, dass die Tiere sich den neuen Verhältnissen angepasst hatten, unterbrach ich mit Analyse und vollständigem Wasserwechsel, wobei ich Wasser von derselben Qualität, d. h. von derselben O_2 - und CO_2 -Konzentration, zuzog. Darauf begann ich unmittelbar mit dem eigentlichen Experiment, indem ich erst die Temperatur successiv auf ein Minimum senkte, worauf ich dann von diesem Minimum aus allmählich hinaufging bis zu den höchsten Temperaturen, welche im Experiment vorkommen. Diese Steigerung von Minimum- zur Maximumtemperatur bezeichnet das eigentliche Experiment, und diesen Teil habe ich deshalb besonderen Analysen unterworfen durch Berechnungen, und darauf begründete, graphische Zusammenstellungen. Die Temperatursenkung (bis zu $+3,9^\circ C.$) erreichte

ich durch Zusatz von Eis und Kochsalz in das Wasser des Aussengefässes, wobei natürlich keine Wasserspülung in Gang war. Die Temperaturerhöhung erreichte ich dadurch, dass ich das Eis aus dem Kühlwasser nahm. Schliesslich wurde dieses Kühlwasser durch eine Wasserspülung aus der Wasserleitung ersetzt. Dann wurde Wasserspülung vollständig eliminiert, wodurch das Wasser im Experimentgefäss selbst allmählich Zimmertemperatur annahm. Ganz zum Schluss setzte ich das Experimentgefäss in einen mit elektrischen Lampen geheizten Thermostaten. Gegen die Wirkung des Lichtes wurden die Tiere hier durch einen Holzschirm zwischen Experimentgefäss und Lampen geschützt. Bei $+31^{\circ}\text{C}$. verschwanden die Tiere ganz, indem sie in den Schlamm krochen. Da sie nicht wieder an die Schlammoberfläche stiegen, wurde das Experiment durch Wasseranalyse abgeschlossen.

Die tabellarische und graphische Behandlung geschah nach demselben Prinzip, wie bei den O_2 -Experimenten. Ich habe deshalb in der zugehörigen Tabelle XIV. auch u. a. Durchschnittswerte vom M- und M'-Typus aufgestellt. Ferner habe ich ausser dieser Tabelle XIV., die sich auf Länge und Rythmik bezieht, noch eine besondere Tabelle aufgestellt (Tab. XV.), in welcher ich Berechnungen über die Wasserströmung gemacht habe. Über alle diese Werte sind auch graphischen Darstellungen (Fig. 38—41) gemacht worden. Mit Hilfe der Werte der Veränderungen in Frequenz und Wasserströmung bei verschiedenen Temperaturen habe ich Tabelle XVI. zusammengestellt, wo ich die Temperaturquotienten dieser zwei verschiedenen Funktionen berechnet habe. Bei dieser Berechnung habe ich folgende Formel angewandt (SNYDER 1906; 1913, S. 270; KANITZ 1915, S. 13):

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

Q_{10} = Temperaturquotient für eine Reaktion bei einer Veränderung der Temperatur auf 10°C .

k = Konstanten, welche im vorliegenden Fall von den Primärwerten gebildet werden, wobei k_1 die Konstante für die niedrigere Temperatur, und k_2 für die höhere ist.

t = die Temperatur; t_1 bezeichnet die niedrigere, t_2 die höhere.

Was ohne weiteres aus allen diesen verschiedenen Beobachtungen hervorgeht, ist die grosse Wirkung, die die Temperatur ausübt. In bezug auf die Länge muss ich mich in der Hauptsache jedoch negativ ausdrücken; nämlich nach Tabellen und Kurven zu urteilen, übt die Temperatur keinen bemerkenswerten, direkten Einfluss aus. In der Längenveränderungskurve ist jedoch eine kleine, jedoch scharf ausgeprägte Steigung zu erkennen, welche ihre höchste Höhe bei $+17^{\circ}\text{C}$. erreicht, um von hier aus schnell auf das gewöhnliche Maass bei $+20^{\circ}\text{C}$. zurückzufallen. Diese Erscheinung hängt jedoch nur indirekt mit der Temperatur zusammen. In dem ersten Teil des Experimentes, solange ich die Kühleinrichtung in der einen oder andren Form benutzte, stagnierte das Wasser in dem untern Teil des Gefässes, weil dieser am stärksten abgekühlt wurde, was zur Folge hatte, dass die O_2 -Zehrung

TABELLE XIV.

| Dat. | | 19/II 1919 | | | | | | | | | | | | 14/II | | | | |
|-----------------------|-------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------|----------------|-------------|------------------|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------|
| Stde. | Temp. | 6 ²⁰ N. | 6 ³⁵ | 7 ¹⁰ | 7 ⁴⁵ | 8 | 9 ⁷ | 10 | 10 ³⁵ | 12 ³⁰ V. | 1 ²⁰ | 2 ³⁰ | 3 ³⁰ | 4 ⁴⁰ | 5 ³⁵ | 6 ⁴⁰ | 7 ³⁰ | 8 |
| Nr 1 | l. f. | — | — | — | 10,5 0 | 7,5 0 | 7 0 | 6 0 | 7,5 0 | 15 0 | 6,5 20,2 | 7,5 24,8 | 6 36,7 | 7 44,4 | 8 50,4 | 9,5 63,8 | — | — |
| | l. f. | 12 0 | 6 0 | 8 0 | 4 0 | 5 0 | 6 0 | 6,5 0 | 9 0 | 9 0 | 7 18,3 | 8 25,8 | 7 30,8 | 8 42,6 | 7,5 44,4 | 6,5 61,2 | 8 67,4 | 6 r. |
| Nr 2 | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 6,5 0 | 6 0 | 4,5 0 | 4,5 0 | 4,5 0 | 6 0 | 10,5 0 | 8 0 | 8 21 | 8 29,6 | 11 31,5 | 8 41,1 | 6,5 57,7 | 6,5 61,9 | 6,5 71,4 | — | — |
| Nr 3 | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 6,5 29,4 | 4 0 | 8,5 0 | — | — | — | 4,5 14,3 | 4,5 16,6 | 4 31,1 | 8 45 | 9 65,9 | 6,5 75,9 | 6,5 95,2 | 7 103,4 | 6 120 | 6,5 139,5 | — |
| Nr 4 | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 4,5 27,8 | 4 22,9 | 3,5 16,7 | 5 13,7 | 4,5 13 | 4 13,8 | — | — | — | 10 29,4 | 11,5 33 | 7 38,2 | 5 48 | 5,5 59,4 | 8,5 89,6 | 5,5 73,2 | — |
| Nr 5 | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 7,4 14,3 | 5 5,7 | 6,1 4,2 | 6 3,4 | 5,4 3,3 | 5,8 3,5 | 6,9 3,6 | 7,3 4,2 | 9 13 | 7,9 28,5 | 9,4 36,2 | 6,9 44,5 | 6,7 57,6 | 6,9 63,9 | 7,4 81,2 | 6,7 93,4 | 6 r. |
| M | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 5,5 28,6 | 4 22,9 | 3,5 16,7 | 5 13,7 | 4,5 13 | 4 13,8 | 4,5 14,3 | 4,5 16,6 | 6 26,1 | 7,9 28,5 | 9,4 36,2 | 6,9 44,5 | 6,7 57,6 | 6,9 63,9 | 7,4 81,2 | 6,7 93,4 | 6 r. |
| M' | l. f. | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | l. f. | 5,5 28,6 | 4 22,9 | 3,5 16,7 | 5 13,7 | 4,5 13 | 4 13,8 | 4,5 14,3 | 4,5 16,6 | 6 26,1 | 7,9 28,5 | 9,4 36,2 | 6,9 44,5 | 6,7 57,6 | 6,9 63,9 | 7,4 81,2 | 6,7 93,4 | 6 r. |
| O ₂ pr. l. | | 3,7 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| O ₂ pr. l. | | 1,1 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | 1,5 | | | | | | | | | | | | | | | | |

Die Werte des Temperaturexperiments. Stde = nähere Stundenangabe; r = etwaiges Vorhandensein rhythmisch-respiratorischer Bewegung, die jedoch nicht näher registriert wurde; denn das Tier kroch in den Schlamm hinunter; betr. M u. M' s. Text (S. 58); die dicke vertikale Linie in der Mitte der Tabelle bezeichnet, dass nun die eigentliche Experimentserie mit allmählich steigender Temperatur nach vorherigem Sinken derselben beginnt; betr. Bezeichnungen s. auch Tab. II (S. 55).

TABELLE XV.

| Dat. | | 13/11 1919 | | | | | | 14/11 | | | | | |
|---|------|----------------|----|------------------|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----|
| Stde | 8 N. | 9 ⁷ | 10 | 10 ³⁵ | 12 ³⁰ v. | 1 ²⁰ | 2 ³⁰ | 3 ³⁰ | 4 ⁴⁰ | 5 ³⁵ | 6 ⁴⁰ | 7 ³⁰ | 8 |
| Temp. | 3,9 | 4,4 | 6 | 8 | 12,5 | 14 | 17 | 20 | 23,8 | 26 | 29 | 30,5 | 31 |
| L. } Nr 1 Nr 2 Nr 3 Nr 4 Nr 5 M | — | — | — | — | — | 13 | 19 | 22 | 31 | 40 | 61 | — | — |
| | — | — | — | — | — | 13 | 21 | 22 | 34 | 33 | 40 | 54 | — |
| | — | — | — | — | 17 | 24 | 35 | 33 | 38 | 40 | 46 | — | — |
| | — | — | 6 | 7 | 12 | 36 | 59 | 49 | 62 | 72 | 72 | 91 | — |
| | 6 | 6 | — | — | — | 29 | 38 | 27 | 24 | 33 | 76 | 40 | — |
| | 6 | 6 | 6 | 7 | 15 | 23 | 34 | 31 | 38 | 44 | 59 | 62 | — |
| Cm. ³ O ₂ pr. l. | 3,7* | | | | | | | | | | | | 3,4 |
| Cm. ³ CO ₂ pr. l. | 1,1* | | | | | | | | | | | | 1,5 |

Die Werte der »Wasserströmung« (nach der Formel $RE = k \cdot l \cdot f$ berechnet. Um die Werte übersichtlicher zu machen, sind sie durch 10 dividiert. Bezeichnungen wie in den vorigen Tabellen.

* Probenahme zu Beginn der Serie am selben Tag 6^{20h} nachm.

TABELLE XVI.

| M'-Frequenz | | | | M-Wasserströmung | | | |
|-------------|------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|--------|
| t°C | k | Q ₁₀ | MQ ₁₀ | k | Q ₁₀ | MQ ₁₀ | t°C |
| + 3,9 | 13 | } 2,25 | } 2,10 | 6 | } 2,90 | } 2,41 | + 3,9 |
| + 4,4 | 13,8 | | | 6 | | | + 4,4 |
| + 6 | 14,3 | | | 6 | | | + 6 |
| + 8 | 16,6 | | | 7 | + 8 | | |
| + 12,5 | 26,1 | | | 15 | + 12,5 | | |
| + 14 | 28,5 | } 2,04 | | 23 | } 2,63 | | + 14 |
| + 17 | 36,2 | | | 34 | | | + 17 |
| + 20 | 44,5 | } 1,83 | | 31 | } 1,79 | | + 20 |
| + 23,8 | 57,6 | | | 38 | | | + 23,8 |
| + 26 | 63,9 | } 2,32 | | 44 | } 2,14 | | + 26 |
| + 29 | 81,2 | | 59 | + 29 | | | |
| + 30,5 | 93,4 | | 62 | + 30,5 | | | |

Die Temperaturquotienten der M'-Werte der Rythmik und der Wasserströmungswerte.

MQ₁₀ = Mitteltemperaturquotient; betr. Bezeichnungen s. auch Formel im Text.

in dem engen Gefäss sich schneller bemerkbar machte. Bei Erwärmung in dem Thermostaten, mussten sich starke, komplizierte Ausgleichströmungen zwischen der wärmeren Wand und dem kühlen Innern des Gefässes geltend machen, die dazu beitrugen, die Wirkung der Stagnation aufzuheben.

Der Temperatureinfluss auf die Frequenz der Wellenbewegungen des Hinterkörpers ist ausserordentlich scharf ausgeprägt. Hierbei zeigen die einzelnen Tiere gewisse

Perturbationen, weshalb es nicht leicht ist, aus diesen oder aus der M-Kurve zu ersehen, wie im einzelnen die Reaktion verläuft. Aber das zeigt die M'-Kurve um soviel deutlicher. Der hier projizierte, äusserst gleichmässige Verlauf der Frequenzkurve bürgt dafür, dass das Prinzip, nach dem sie aufgestellt wurde, richtig ist.

Auf dasselbe deuten auch die mit Hilfe der M'-Werte der Tabelle XIV für die Frequenz berechneten Temperaturquotienten in Tabelle XVI. Hier sehen wir, dass diese Grösse, für Temperaturerhöhungen in den verschiedenen Teilen der Kurve, tatsächlich relativ konstant ist; jedenfalls wechselt sie nicht mehr, als man

W. l. f.

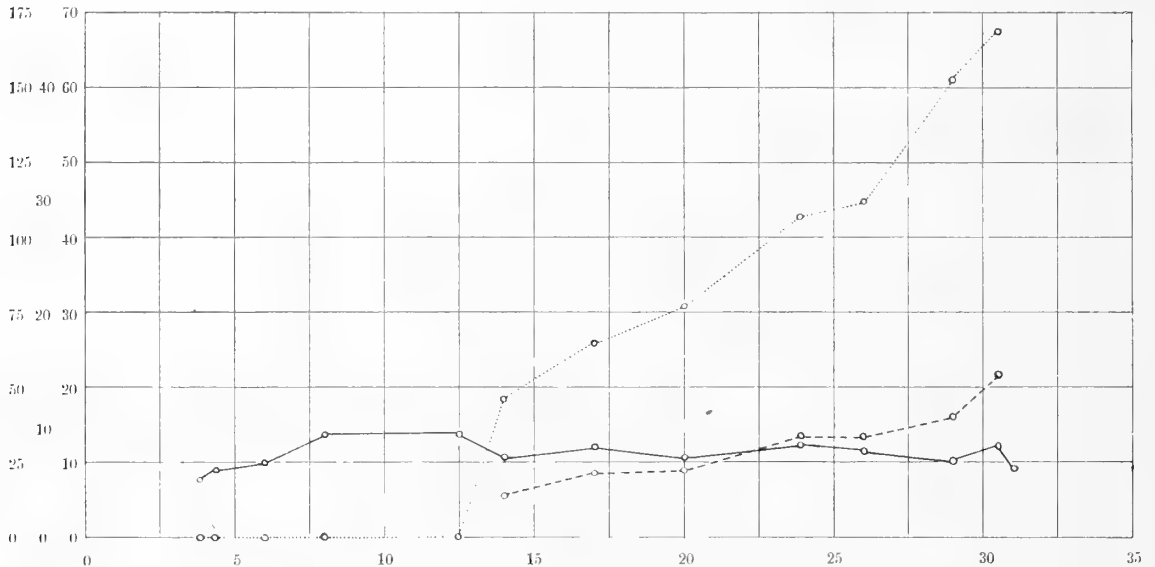


Fig. 38.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 2. auf verschiedene Temperaturen. Abszisse = Temperatur in + °C.; Ordinate = Frequenz (f), Länge des freien Hinterkörpers (l) in mm. und relativer Wert der Wasserströmung (W). Frequenzkurve =; Längenkurve = —————; Wasserströmungskurve = - - - - -.

es in solchen Fällen zu finden gewohnt ist. Die Konstanz dieses Wertes beweist, dass die Kurve eine gebogene Linie, eine Exponentialkurve mit anderen Worten, darstellen muss, da sonst, wenn sie eine gerade Linie bilden würde, der Temperaturquotient bei steigender Temperatur succesiv sinken muss. »Was die Grösse des Temperatureinflusses betrifft, so hat sich die bemerkenswerte Tatsache herausgestellt, dass die Geschwindigkeit der meisten chemischen Reaktionen bei gewöhnlicher Temperatur, durch eine zehngradige Temperaturerhöhung ungefähr verdoppelt bis verdreifacht wird« (KANITZ l. c. S. 8). Wie aus der ersten Rubrik in Tab. XVI. zu ersehen ist, unterliegt die Frequenz der undulierenden Rythmik der *Tubificiden*, gemäss der eben angeführten RGT-Regel (»Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel«) ebenfalls einer solchen Verdoppelung, da der Durchschnittsquotient = 2,1 ist. Zugleich ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei den tiefsten Temperaturen die Frequenz

auf so niedrige Werte sinkt, wie sie durch Wechsel im O_2 -Gehalt niemals zu bekommen waren. Auch übertreffen die Werte bei den höchsten Temperaturen bei weitem diejenigen, welche wir bei O_2 -Wechsel meistens erhalten haben, und dies

W. l. f.

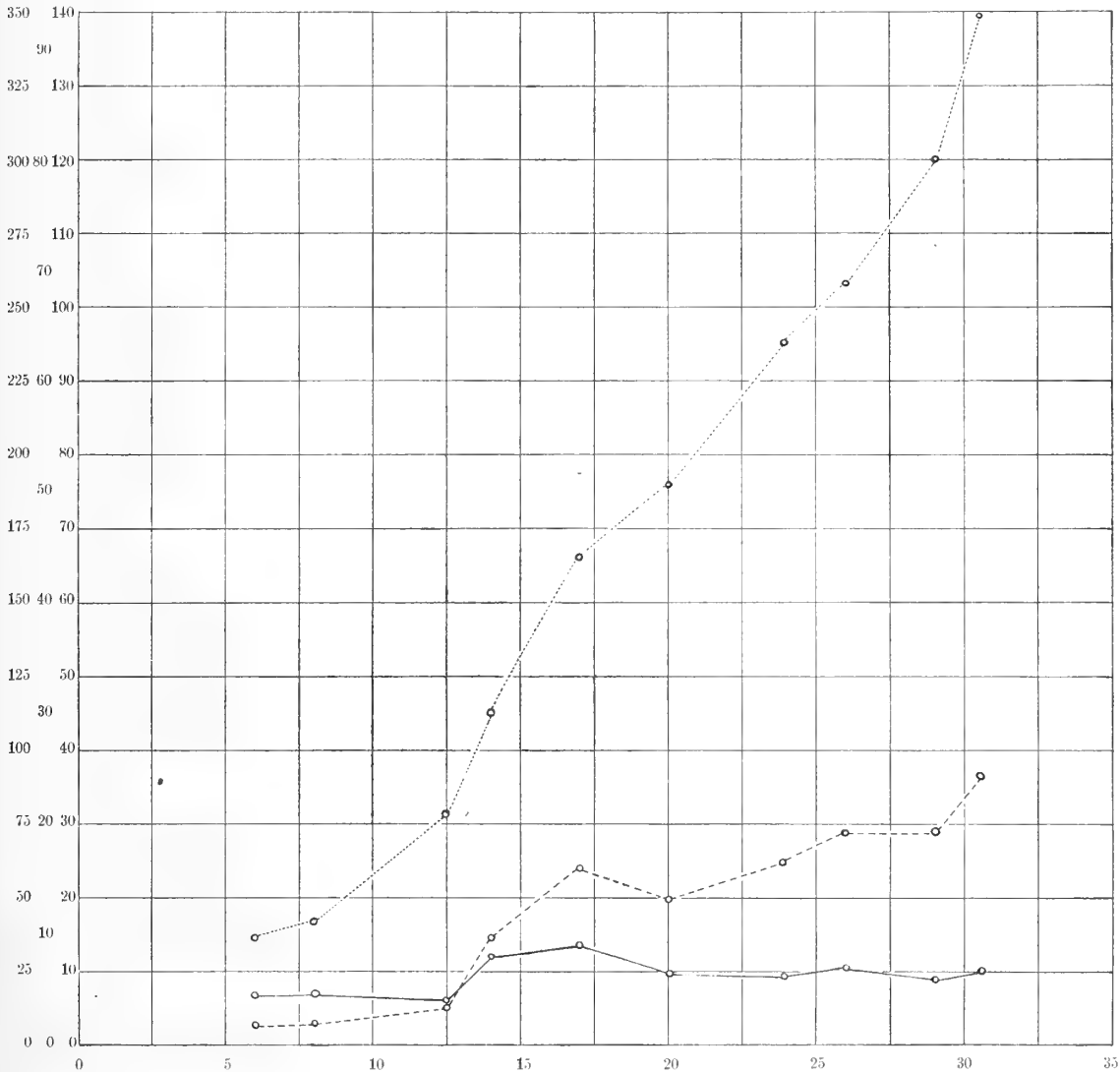


Fig. 39.

Kurve über die Reaktionen des *Limnodrilus*-Individuums Nr. 4 auf verschiedene Temperaturen; betr. Figurerklärung s. Fig. 38.

letztere Ergebnis ist umso auffälliger, wenn wir daran denken, dass diese bei dem Temperaturexperiment ermittelten Werte für *Limnodrilus* gültig sind. Alle diese Umstände, und dazu noch die Tatsache, dass die Länge keine Beeinflussung erfährt, sprechen dafür, dass die Temperatureinwirkung etwas spezifisches ist und nicht etwa ein vergrössertes O_2 -Bedürfnis bedeutet.

Wie bei den O₂-Experimenten, habe ich auch hier, nach denselben Prinzipien, Kalkulationen und graphische Darstellungen über den Effekt der Rythmik gemacht. Wir werden sofort bei der Untersuchung finden, dass der Effekt der Rythmik mit steigender Temperatur steigt. Wenn man nur nach den Kurven urteilte, könnte man vielleicht annehmen, dass der Wert der Wasserströmung äusserst langsam steigt, was tatsächlich aber nicht der Fall ist; denn diese Auffassung wäre einfach zurückzuführen auf die Skala und das Niveau, in welche das Ganze projiziert

l. f.

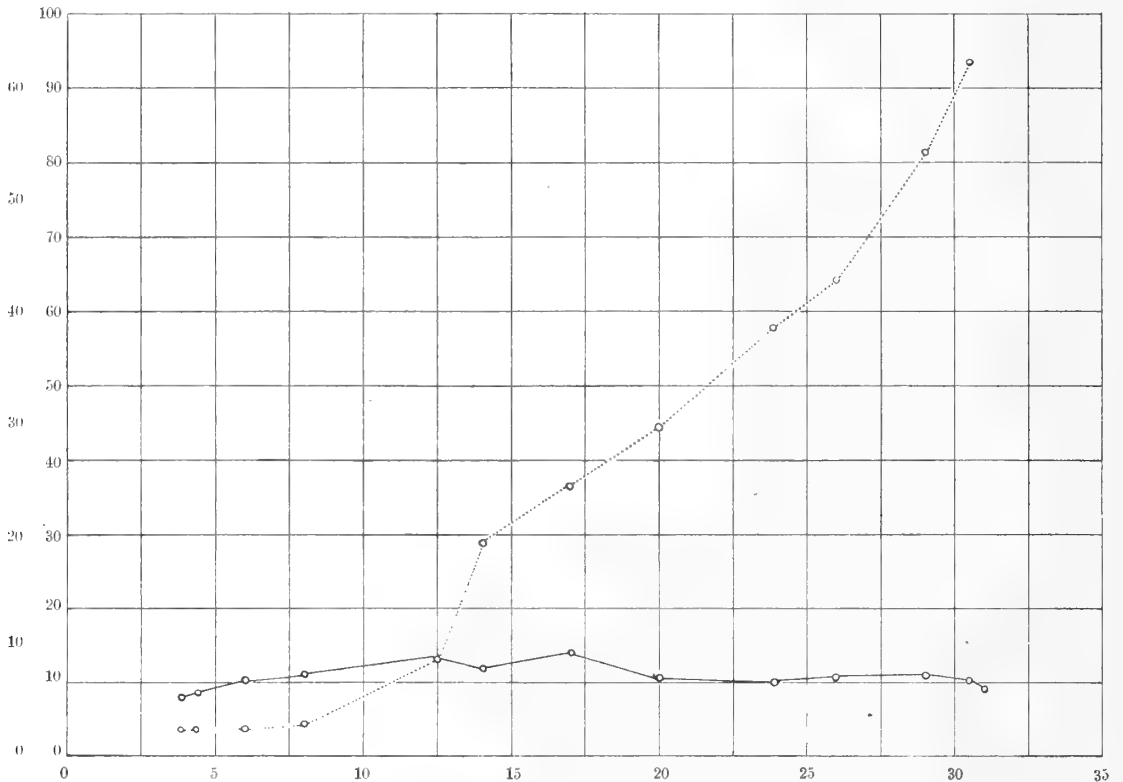


Fig. 40.

Mittelkurve (M-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene Temperaturen; betr. Figureklärung s. Fig. 38.

ist. Ich habe hier nämlich dasselbe Maass angewandt, wie bei der Projizierung der Werte bei den O₂-Experimenten. Ein ganz objektives Maass für den Sachverhalt haben wir gerade in dem Temperaturquotienten. Und dieser ist grösser für die Wasserströmung (= 2,41). Im übrigen sind die Unterschiede zwischen den Quotienten innerhalb derselben Funktion, besonders betreffs der Rythmik, nicht besonders gross, und an und für sich könnte man grössere Schwankungen erwarten. Kommen aber Störungen äusserer Art hinzu, so sehen wir, wie der Wert des Quotienten sofort verschoben wird. Länge und Frequenz der einzelnen Tiere sind sonst keineswegs von regelmässigem Charakter gewesen, aber das Ganze summiert sich jeden-

falls zusammen zu diesen ganz guten und unter einander übereinstimmenden Werten. Ausserdem kann es von Interesse sein, zu konstatieren, dass die Temperaturkoeffizienten in der Serie nicht besonders steigen bei höheren Temperaturen. Man könnte annehmen, dass die Steigung, welche die Kurven zum Schluss zeigen, auf einer mit der Zeit wirksamen O_2 -Zehrung beruhen könnte. Aber gerade diese relative Gleichmässigkeit deutet darauf hin, dass sich kein fremder Einfluss geltend machte.

W. l. f.

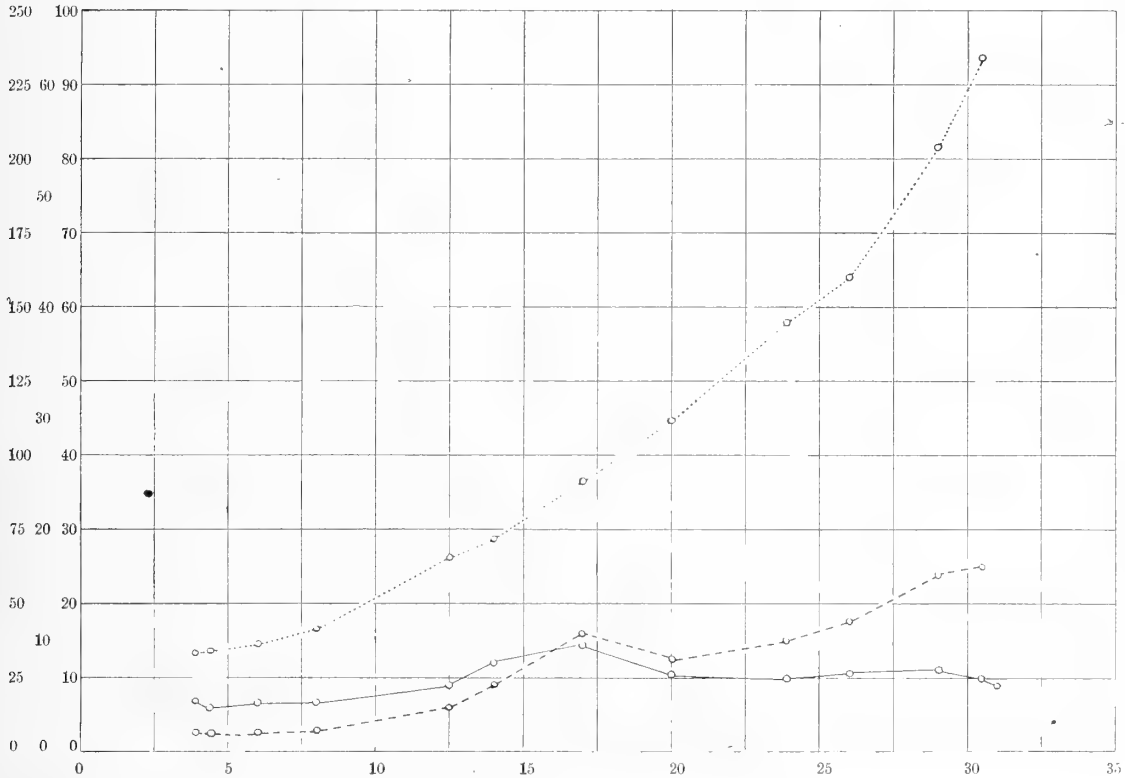


Fig. 41.

Mittelkurve (M'-Typus) über die Reaktionen der *Limnodrilus*-Individuen auf verschiedene Temperaturen; betr. Figurenerklärung s. Fig. 38.

Die Veränderungen im O_2 -Gehalt während des Experimentes sind erstaunlich klein, und die O_2 -Konzentration sank tatsächlich bei dieser erhöhten Temperatur nicht mehr als in den Tagen vorher bei den niedrigen Temperaturen ($+12^\circ - +14^\circ C.$) während der präliminären Versuche, wobei ich dieselben Gefässe und Kulturen benutzte. Man hätte Grund, ein grosses O_2 -Defizit zu erwarten, da die O_2 -Zehrung, wie alle physiologischen Prozesse, bei einer Erhöhung der Temperatur innerhalb der »Behaglichkeitsgrenzen« (ABEGG 1905) schneller verlaufen muss. Die Erklärung dieser Eigentümlichkeit ist jedoch einfach genug. Wir haben vorher bei der Behandlung des Resultates vom O_2 -Experiment den O_2 -Zehrungsprozess in mehrere Phasen zerlegt, von

welchen wir nun die O_2 -Absorption und O_2 -Diffusion gegeneinander abschätzen wollen. Wir sind bereits zu dem Resultat gekommen, dass die erstere bei gewöhnlicher Temperatur schon in den oberflächlichen Schichten des Schlammes eine vollständige ist. Wenn wir vorläufig von den anderen Faktoren absehen, müssen wir mit der O_2 -Diffusion als dem bestimmenden Faktor rechnen. Wir haben es dabei mit einem *heterogenen* System zu tun (NERNST 1907; BRUNNER 1907; KANITZ l. c., S. 11) und für einen solchen Fall gilt folgender Ausspruch des letzt genannten Verfassers: »Geht die eigentliche chemische Reaktion mit grosser Geschwindigkeit vor sich, so bestimmt die langsam durch Diffusion erfolgende Nachlieferung die Geschwindigkeit des Gesamtvorganges, und da die Diffusionsgeschwindigkeit nur wenig mit der Temperatur zunimmt, so wird auch Q_{10} des Gesamtvorganges klein sein (1.5. bis 1.2.)».

Doch dabei dürfen wir nicht zu weit gehen, und die anderen Faktoren in dem O_2 -Zehrungsprozess ganz ignorieren, die unter gewissen Umständen (niedriger O_2 -Spannung) und bei stark verfaulem Schlamm eine grössere Rolle spielen müssen.

Schliesslich will ich noch hinzufügen, dass aus dem Temperaturexperiment die spezielle Folgerung in bezug auf das O_2 -Experiment gezogen werden kann, dass Schwankungen in der Temperatur nicht verantwortlich gemacht werden können für die Längenreaktionen, welche als abhängig von dem Wechsel der O_2 -Konzentration beschrieben wurden. Auf die Frequenz können die Temperaturschwankungen in hohem Grade störend einwirken, aber selbst solche, in einem Spielraum von $2^\circ C$, können das Bild im grossen und ganzen nicht verwischen.

Veränderungen in der Vitalität der Tubificiden bei verschiedenen konstant wirksamen Temperaturen.

Ich habe weiter gefunden, dass die Lebhaftigkeit der Tiere mit den Jahreszeiten wechselt, jedoch habe ich das nicht näher untersucht. Immerhin möchte ich aber annehmen, dass auch hier eine Temperatureinwirkung vorliegt. Die Tiere sind bedeutend lebhafter in ihrem ganzen Verhalten im Sommer als im Spätherbst. Diese Veränderung ist besonders bei dem rhythmischen, wasserpumpenden Mechanismus auffällig dadurch, dass die Tiere Rhythmik nur im Dyspnoëmaximum zeigen, d. h. der apnoische Zustand hat sich auf niedrigere O_2 -Konzentrationen erstreckt.

Summary.

The subject under investigation has been the respiratory mechanism of the *Tubificidæ*. The animals employed for experimental purposes have chiefly been the *Tubifex Rivulorum* LAMARCK and *Limnodrilus Hoffmeisteri* CLAPARÈDE. Other animals that I have preliminarily had under examination will be mentioned in the course of the summary.

I. General Ecological Character of the *Tubificidæ*.

A. They feed on débris.

B. They construct tubes.

1) With violent wriggling movements they press that part of their posterior segments (which part I shall henceforth refer to as tail) projecting above the mud against the surface of the latter, and in this way a mass of mud-particles is smeared firmly about the tail by means of a mucinoid secretion.

2) Simultaneously, these particles are cast off in the form of a funnel at the mouth of the burrow, by the action of the animal in slowly drawing itself down into the latter.

C. They indicate the presence of saprobiotic habitat, in which they are to be found in great numbers:—

1) When the nutritive conditions are favourable, i. e. rich sedimentation of organic products.

2) And Oxygen present in fair quantities for at least rather long periods.

3) These two phases stand in a certain state of opposition, and consequently, in an adaptive respect, the *Tubificidæ* have to strike a balance between, on the one hand, ample nutrition and at best periodical lack of O₂, on the other hand, poor nutrition and constant abundance of O₂. With respect to this balancing problem, the conditions must be different for various chemically and physically different types of water (oligotrophic, eutrophic, heterotrophic, dystrophic waters, lakes, rivers, ponds, etc.).

D. They are to be denoted as α -mesosaprobic organisms, in view of the fact that the ecological spectra (NAUMANN 1919 a) in eutrophic water are projected

vertically, with the strongest saprobiotic phases at the bottom and the least saprobiotic at the surface.

E. They are eurytrophic, but show increase of numbers in the eutrophic zone.

F. They are to be ranged under the Sapropelic fauna and, with the *Chironomid*-larvæ and other animals, form the episapropelic (Surface-sapropelic) type of this fauna.

II. Habitat.

A. The habitat of the *Tubificidæ* comprises two media — mud and water.

B. The mud constitutes the nutritive medium of the *Tubificidæ*, but is un-serviceable as a respiratory medium, for, according to what experiments have shown, it is completely destitute of O_2 , a fact that is due to the following conditions:—

1) That even under the most favourable conditions, the superincumbent water contains little O_2 .

2) That the dissolved O_2 cannot be transported down into the mud except by diffusion.

3) That the diffusion of O_2 proceeds very slowly.

4) That, finally, the small quantity of O_2 that is able to diffuse into the mud is instantly consumed by the micro-organisms, or is reduced by oxidable substances present there.

C. The water above the mud must constitute the respiratory medium of the *Tubificidæ*, this medium being exceedingly unstable in respect of O_2 on account of the saprobiotic processes emanating from the mud.

1) The saprobiotic processes may be divided into:—

a) The previously mentioned diffusion of O_2 directed towards the mud.

b) The exhalations of oxidable substances, which emerge from the mud, where they are produced.

c) The emigration of organisms, which leave the mud on experiencing lack of O_2 .

2) The saprobiotic processes manifest themselves:—

a) Locally, by the formation of layers, it then being possible for the ecological spectra to be projected vertically. The two forms of local instability or layer-formation are:—

α) A respiratory macro-layerformation, which is characterized by the respiratoryly heterogeneous layers being located far apart.

β) A respiratory micro-layerformation, which constitutes the preliminary stage of the former extreme type and is the most generally realized form of local instability. In this there is, at minimum differences of level above the mud-line, great divergence in the concentrations of O_2 .

b) Temporarily, in successive phases, which, with respect to local instability, may be seen from two points of view:—

α) Each layer may be converted from the one type of layer to the other — micro to macro and vice versa.

β) The whole volume of water, regarded as a whole, is altered with respect to the ecological factors.

III. Respiratory adaptations, primarily directed against the instability.

A. I should desire to designate some of these adaptations as active, inasmuch as thanks to them the animal is able to utilise the medium immediately, despite the peculiarities of the latter. They are: —

1) That the *Tubificidæ* are aerobic organisms requiring for vital purposes a very low actively utilisable minimum of O₂ (Great active adaptive latitude).

2) That the *Tubificidæ* have hæmoglobin, which, for organisms in general, does not indicate the need for O₂, but the difficulty of satisfying an aerobic respiration.

3) That in order to meet the fluctuations, as the latter manifest themselves locally (the respiratory micro-layers) and temporarily (transitions between micro- and macro-layer), the *Tubificidæ* are equipped with special, aerobically active, respiratory mechanism.

B. I should desire to designate some other adaptations to resist instability as passive, inasmuch as they enable the animal to survive conditions that it cannot immediately utilise, the adaptations in question being: —

1) Great resistance to O₂ conditions below the minimum (manifested in respiratory macro-layers) that it cannot immediately utilise. It is no longer the concentration of O₂, but the time that is to be considered as variable. The *Tubifex* is capable of enduring a complete lack of O₂ for a period of 600 hours under experimental conditions, and in nature assumably still more. The resistance of the *Chironomid*-larvæ was less (80 hours). This resistance appears as an anaërobiosis, without the animal being able at the same time to avail itself of nutrition (Emergent Anaërobiosis).

2) Great resistance to products of anaërobic destruction and CO₂, both concentration and time constituting variables to be taken into consideration. The *Tubificidæ* resist CO₂ more than 24 hours at a concentration of almost 500 c. c. CO₂ per litre. In fact, I never found any concentration of CO₂ that was lethal.

C. Relating to the relationship between, on the one hand, narrow active adaptive latitude and weak resistance, and, on the other hand, wide active adaptive latitude and strongly developed resistance: —

1) Ecologically, this can be explained, for unstable (α -mesosaprobic) media demand a low active minimum for existence, the percentage of O₂ often being low, and great passive resistance to lack of O₂ and anaërobic poisons, as in these media the percentage of O₂ is often too low and only under these conditions can anaërobic poisons be produced. Such variations in the percentage of O₂ are inconceivable in stable media.

2) Physiologically, on the other hand, it has not been possible to demonstrate any connection. The hæmoglobin has here little or no significance. In the *Tubifex*

and still more clearly in the red *Chironomid*-larvæ, it undergoes under anaërobiosis, like other tissues, a decomposition,* which I would characterize as an Anaërobic Inanition.

D. It might have been expected that instead of this combination of active and passive adaptations, the *Tubificidæ* would have attained an anaërobic life like the intestinal parasites. That such a transition has its definite difficulties is evident from an oecological and physiological standpoint: —

1) For higher organisms, the medium is not fitted for anaërobic metabolism.
 2) Only few higher organisms in this medium can be suspected of having undergone transition from aërobiosis to such a complete anaërobiosis, e. g. *Corethra*-larvæ, certain *Cyclops*.

3) The problem of the transition from aërobiosis to so complete an anaërobiosis combined with nutrition seems just to lie in the absorption of food.

4) That, thus, the gap between the anaërobiosis combined with nutrition — which I have therefore denoted as *constant* and which is an active adaptive form — and the passive Emergent Anaërobiosis which supplements the great active adaptive latitude, is far greater than what a superficial comparison seems to show.

IV. Active Aërobic Respiratory Mechanism.

A. Functional Respiratory Mechanism.

1) The rhythm of the oscillating tail. This rhythm has the following character: —
 a) It takes place in the dorso-ventral plane.
 b) It proceeds in a proximal direction.
 c) The amplitudes are at least approximately equal under different conditions and in different sections of the same animal.

d) The frequency is fairly constant under unaltered external conditions.

e) On the other hand, the frequency is unequal in the *Limnodrilus* and *Tubifex*, being under the same conditions greater in the latter genus.

2) The length of the posterior portion, the tail, which can vary in length on account of the animal drawing down into the mud or pushing up over the latter, by means of contractions and expansions that affect its body as a whole, varying extents of this part.

3) The current of water, the Displacement, which has the following character: —

a) It is produced by the rhythm.

b) Like the oscillating waves, it proceeds in a proximal direction.

c) It is a function of the length of the tail and the frequency of the rhythm.

(Formula: Displacement $\sim l \times f$).

4. Enterorespiratory movements, which are the same in the *Tubificidæ* and *Lumbriculus*, and which consist of: —

a) Non-rhythmical opening and closing movements of the anal opening.

b) Vibratory ciliary movements in a proximal direction.

c) Intestinal pulsations in a proximal direction.

d) Possibly the defecation, the water taken in being conveyed out again by this act.

B. To changes in the percentage of O_2 , effected by the water-change method, in applying which I continually proceeded from a higher to a lower O_2 percentage, the *Tubificidæ* responded by: —

1) Fluctuations in the frequency of the rhythm: —

a) At the highest concentrations of O_2 , this = 0 (apnœa).

b) At a lower percentage of O_2 , varying for different individuals (14.6—2.8 c. c. of O_2 per litre), it rises at once from this value 0 to a rather high figure, the animals being now in a normal rhythmical state, or eupnœa.

c) On a further sinking of the O_2 tensions, the frequency rises to a dyspnœal maximum.

d) On a further diminution of the percentage of O_2 , the frequency sinks in the *Limnodrilus*, generally at once, from its highest value to 0. This fall between maximum dyspnœa and immobility occurs simultaneously in all individuals in the same experiment. By comparing the results of all my experiments in that connection, I have found the corresponding percentage of O_2 to be 0.08 c. c., or somewhat higher, per litre.

e) After this fall has taken place, the *Limnodrilus* is rhythmically immobile (asphyxia) under an unaltered or decreasing percentage of O_2 .

f) The above-mentioned series of reactions in the frequency apply to *Limnodrilus*. On the other hand, the *Tubifex* exhibits from and including stage c), though not in all individuals simultaneously, an indomitable migratory impulse that results in the so-called Dyspnœal-asphyxial Migration. This migration continues even in the complete absence of O_2 , the animal moving itself freely above the mud and exhibiting no respiratory rhythm.

g) If the fluctuations in the rhythm are graphically expressed in the form of a curve with the percentage of O_2 as abscissa, this curve, though irregular, shows a pronounced rise to the maximal dyspnœal stage, from which it instantaneously plunges down to 0 when asphyxia supervenes. In experiments conducted in accordance with the method known as »Altwerden des Wassers» (KUIPER 1907), in the corresponding curves of which the time forms the abscissa and which, also in other respects, cannot be compared off-hand, the curve representing the rise of the frequency is, however, very regular.

2) By variations in the length of the tail that is extended above the mud.

a) At times of maximum O_2 tensions (26.2 c. c. per litre) this projecting portion is very little, often 0.5 mm., in order to increase gradually until the termination of the apnœal stage.

b) When the rhythm commences, the length shows a diminution — a compensatory phenomenon between length and rhythm.

c) Following upon this compensatory reaction, there is a gradual increase of the length.

d) On this transition of the normal rhythmical condition to dyspnoea, the length commences to rise quickly, and, after its very last, greatest, and most sudden ascent, it attains in the maximum dyspnoeal stage its highest value, generally at the same time as the frequency. This dyspnoeal rise commences simultaneously in all animals, and the reaction against maximum dyspnoea occurs when the concentration of O_2 is 0.08 c. c. per litre, or somewhat higher.

e) From maximum dyspnoea, the length instantaneously sinks down to a minimum; usually simultaneously with the frequency, without the animal totally disappearing, however, into the mud.

f) The length undergoes no further regular variations after this length-minimum has been reached. The animal is in a state of asphyxia.

g) According to what has already been adduced, the *Tubifex* responds, even before maximum dyspnoea has begun, by migration, and does not therefore exhibit the last stages of the length-reactions described in the foregoing, these reactions applying to the *Limnodrilus*.

h) If the variations of length are graphically represented by a curve with the concentration of O_2 as abscissa, this curve shows, still more clearly than the frequency-curve, a strong rise to maximum dyspnoea, after which it instantly descends to the asphyxial minimum without subsequent change. The curve for apnoea-eupnoea-dyspnoea is almost asymptotic in its form.

3) By variations in the Displacement. On a sinking of the O_2 tension, the volume of the water displaced rises, as does the length and the frequency, in the form almost of an asymptotic curve, with the low leg at the point where the rhythm begins and the highest point at maximum dyspnoea.

4) By variations in the absorption of nutrition, the animal ceasing to absorb food when the O_2 is at or under a certain low concentration (0.4 c. c. O_2 per litre). I am disposed to interpret this reaction as an enterorespiratory dyspnoea, the respiratory region increasing at the expense of the nutritive function.

C. A particularly special case of varying percentage of O_2 and peculiar reactions responding to the variations in question, is denoted under experimental conditions by diurnal periodicities in the animal's respiration, when green algæ had crept into the experiment.

1) The diurnal periodicities were suspended under asphyxial conditions.

2) In sunlight, O_2 is generated, and to this the animals respond with maximum dyspnoea.

3) In bad light there is no generation of O_2 , and the O_2 previously present is consumed by the mud and the animals, after which the latter respond asphyxially.

4) The sharply pronounced nature of the diurnal periodicities is determined by the discontinuous course between maximum dyspnoea and asphyxia.

D. In the series of experiments in which I have proceeded from a lower to a higher O_2 percentage, by allowing the air to have free access to the surface

of the O_2 -free water, the animals exhibit a fundamentally homologous, though inverted, curve. This demonstrates: —

1) That the respiratory curve is determined reflexively solely by the O_2 present.

2) That in its essentials this curve is not determined by non-reflexive pathological changes, which should have been produced by the fact that in the series in which I have proceeded from a higher to a lower concentration of O_2 , the animals had to remain too long in water loaded with anaërobic poisons.

E. The question of the mutual relationship between the various parts of the respiratory mechanism must now be considered.

1) The preliminary questions bearing upon this aspect of the subject have reference to whether, with respect to the satisfying of the need of the *Tubificidæ* for O_2 , we have to reckon with: —

- a) Solely intestinal respiration,
- b) Solely cutaneous respiration,
- c) Or, both simultaneously.

2) The importance of intestinal respiration is supported by the following evidence: —

a) The internal anatomical structure, since the vascular system of the intestine in the *Tubifex* meets the requirements of the respiratory function.

b) The fact that the capillary net of the body-wall in the *Tubificidæ*, except for certain aberrant forms furnished with gills, is little developed, a circumstance that argues against cutaneous respiration.

c) The reactions of the animals against apnœa, for it cannot be supposed that cutaneous respiration can have any effect in view of the fact that the animal has exposed only a zone of 0.5 mm. of its tail.

d) The funnel-like prolongations up into the water of the burrows. These prolongations must, of course, hamper a cutaneous respiration.

e) That the animals live in narrow tunnels that do not permit of being flushed through with water, a fact that tends to show that the respiratory mechanism is to be placed as distally as possible.

3) The evidence in favour of cutaneous respiration is as follows: —

a) The small caliber of the animal.

b) The water-current that is produced by the rhythm and which sweeps over the body.

c) The considerable length-reactions in the respiratory curve.

4) A comparison of the facts adduced in paragraphs 2 and 3 prompts one to assume that intestinal respiration is always active, but that when eupnœa and especially dyspnœa supervene, cutaneous respiration acquires a growing importance for the support of intestinal respiration, the latter experiencing more and more difficulty in satisfying the need for O_2 on account of the increasing deficiency of oxygen.

F. This brings us to the question of the interpretation of the respiratory curve in respect of the latter's origin. By mud-level experiments, in which I put the animals in tubes that had been filled with mud to different levels, variations were obtained in the curve which allow us to draw a number of important conclusions in this connection.

1) The variations in the curve under these conditions are due to the diffusion of O_2 , for the stagnant water in a high and narrow tube-mouth becomes poor in O_2 .

2) The animals in the cultures (tube with mud + 1 animal) with a high tube-mouth must therefore react at an early stage against a lower O_2 concentration than that which generally prevails in the vessel.

3) It is thus obvious that also with respect to the broad-filled cultures, which were otherwise employed in the investigation of the respiratory curve, diffusion of O_2 — which is by no means excluded by the broad-filling method, but only modified — must in some way or other affect in a decisive manner the reactions of the animals.

4) It cannot therefore be considered that there exists any »normal» respiratory curve, but each curve is typical solely for the special conditions under which the experiment is conducted.

5) Thus it is assumable that it is the diffusion of O_2 that forms the ecological bounds for the reactions of the animals.

G. Consequently we must make a number of theoretical calculations of the O_2 diffusion, based on FICK'S formula, such as this diffusion must have been approximately realized in the water change experiments. We then find: —

1) That in a respiratory respect the changes in the water at the bottom are by no means unequivocally illustrated by analyses of the prevalent O_2 concentrations, as the changes at the bottom proceed along another track.

2) That we must bear in mind that in the water immediately above the O_2 -free mud, heterogeneous layers of water in respect of O_2 are formed.

3) That when there is a high general concentration of O_2 , these layers must lie tightly collected at the surface of the mud, thus a micro-layerformation.

4) That when the general O_2 concentration approximates the O_2 concentrations of the respective layers, the latter must draw themselves apart from one another and from the surface of the mud. The consequence will be an approach or even a complete transition to macro-layers.

5) That if we follow the course of a definite layer, we find that in the presence of high general O_2 concentration, the layer in question must wander for a very short stretch over the mud, in order to wander in the same time a far longer stretch when the concentration of O_2 is low, and, finally, that when the water receives addition from the O_2 concentration of the layer in question, the latter moves with the greatest rapidity.

H. With respect to this deduction I am inclined to assume: —

1) That by their reactions the animals follow a water-layer that is fixed in respect of O_2 concentration — a respiratory layer.

a) In the apnoeal stage, the animal follows the layer, immediately, by length-reactions.

b) In the eupnoeal stage, the animal follows the layer in question, mediately, by rhythmic movements and length-reactions, by which means water is pumped down out of the layer. How the effect of the pumping movements rises under declining O_2 concentration is demonstrated by the curve representing the displacement.

c) The compensatory reactions coinciding with the transition from apnoea to eupnoea indicate that the length-reactions are passing over from the direct to the indirect category.

d) When the respiratory layer is wandering beyond reach, maximum dyspnoea commences.

e) The cessation in the absorption of food denotes enterorespiratory dyspnoea, which arises because the animal has difficulty in following by its reactions the desired layer, when the latter rises, and instead adjusts itself to a layer poorer in O_2 .

f) The strongly deflected course of the apnoea-eupnoea-dyspnoea curve is due to its congruity with the curve for the ascent of the respiratory layer under different general O_2 concentrations.

g) The fall from maximum dyspnoea to asphyxia supervenes when the layer wanders beyond reach.

h) After the layer has wandered beyond reach, the animal does not respond any longer to any fluctuations in the concentration of O_2 , since such do not subsequently occur in the »bottom-water», or in any case are exceedingly small in extent.

i) The apnoea-eupnoea-dyspnoea curve denotes the utilisation of the micro-layers at hand by the aërobically active respiratory mechanism. The break between maximum dyspnoea and asphyxia indicates that, on account of the transition of the respiratory micro-layer to macro-layer, the aërobic mechanism in this moment ceases to function and is replaced by passive anaërobiosis (Emergent Anaërobiosis). The curve of the asphyxial stage signifies that the passive mechanism acts incessantly on account of the presence of the macro-layer.

2) That the enterorespiratory apparatus is the central respiratory mechanism for the supply of O_2 , while in this respect cutaneous respiration plays a subordinate part.

a) Firstly, on account of the reasons that speak in favour of intestinal respiration, enumerated under H 1), and, further, for the following reasons: —

b) That the small caliber of the animal has no decisive bearing whatever in favour of cutaneous respiration, at all events in the explanation of the changes in length appertaining to the apnoeal stage. On account of the altered layer-formations of O_2 , the animal does not come into contact with a greater volume of O_2 when it is distended at greatest length than when it projects up only 0.5 mm. On the other hand, also in this respect, the changes in length may be interpreted to signify that the animal is following a respiratory layer.

c) That the current of water produced by the rhythm can be most easily explained as a functional phenomenon for the supply of the enterorespiratory apparatus with water out of the respiratory layer.

d) That changes of length coincident with the rhythm, the purpose of which has proved to be the augmentation of the effect of the latter, should also have the function of increasing the respiratory area, a result that would have been easier to attain by pumping water through a wide tubular structure, involves a new, complicated hypothesis that is yet to be proved.

e) That the enterorespiratory apparatus seems to enter into a state of dyspnoea, which indicates that also this apparatus is capable of adapting itself to a large extent.

f) That in the light of the hypothesis that the enterorespiratory apparatus is the only, or at least the principal, mechanism for supplying the demand for O_2 , the respiratory curve is capable of being readily interpreted without complicated assumptions.

3) That with respect to BOHN's grouping (1906) of the respiratory mechanism of the *Polychætæ*, the *Tubificidæ* form a third collateral group, characterized by the fact that the water is not pumped through any tubular structures by the respiratory movements of the animals, but only to the distal section of the body by sinuous oscillations.

4) That under ecological conditions in nature, the following factors are of importance:

a) That respecting the rise of the respiratory layers above the mud, we must also reckon with the time as an important variable. In view of this factor the respiratory layer will eventually attain a position of stability, situated nearer the mud-level when O_2 is present in high general concentration, and higher up, on the other hand, when the concentration is lower. These proportions are also illustrated by the curve for the ascent of the O_2 -layers.

b) That when O_2 benefits the bottom organisms, it is always from the micro-layer, whereas, immediately it is to be found in the macro-layer, it is present in quite too small concentrations for the organisms in question.

I. Respecting the O_2 concentration of the respiratory layer, I have only a few characteristics to set forth, namely,

1) That its O_2 concentration is not always the same, but fluctuates around an optimum with maximum and minimum limits.

2) Optimum represents the O_2 concentration to which the animal has the greatest possibility of adapting itself and consequently can most easily do so. This optimum lies presumably in the knee of the curve coinciding with an O_2 concentration of about 2—3 c. c. O_2 per litre. The facility with which adaptation to this concentration takes place is characterized by irregularities in the commencement of the rhythm, i. e. the option to follow the respiratory layer directly or indirectly.

3) The infraoptimal O_2 concentrations are represented by the dyspnoea-leg of the respiratory curve, which shows how the animal is able to follow, with increasing difficulty, the respiratory layer in its upward wanderings. In doing this the animal adjusts itself to an ever declining concentration of O_2 , e. g. by increased intestinal respiration, and finally the poorest layer in respect of O_2 comes, and this succeeds in prompting the animal to reaction against maximum dyspnoea. Maximum dyspnoea (the minimum limit) is to be sought after when the general O_2 concentration is at 0.08 c. c. per litre, and this should correspond fairly nearly with that of the »bottom-water».

4) The supraoptimal O_2 concentrations are represented by the apnoea-leg of the respiratory curve, which shows how the animal succeeds, under ever increasing difficulties, in evading the effect of such supraoptimal concentrations. Presumably, the upper maximum limit should represent the circumstance that the adaptive-apparatus did not concede the animals any further facilities for evading still higher concentrations of O_2 . I have found that when apnoea supervenes the animals do not avoid a layer with a concentration of 7 c. c. O_2 per litre. Probably, however, the limit is not yet reached, but it must be near.

5) The aerobic respiratory mechanism in the *Tubifex* and *Limnodrilus* is thus adjusted in conformity with the euryoligoxybiontic (FEHLMANN 1917) principle.

J. Effect of CO_2 .

1) CO_2 causes a reflexive suspension of the rhythm, which recovers in time.

2) It lowers the frequency of the returning rhythm, especially at times of rather high concentration, to values far below the minimum values of the O_2 experiments, and if the O_2 concentration is sufficiently high, no rhythm at all occurs, i. e. the cessation just referred to has developed into a persisting paralysis.

3) It affects the length of the tail, though not in proportion to the concentration of CO_2 , but in proportion to the cessation of the rhythm. The change of length probably falls within the bounds of the compensatory value of the rhythm, the latter being primarily determined by the concentration of O_2 present at the moment.

4) It retards the rhythm in the respiratory curve when it occurs in high concentrations, but otherwise the curve is not affected. It is therefore obvious that CO_2 has nothing to do with the essential shaping of this curve.

5) That it has nothing to do with the origin of the rhythm as a causal agent, I consider to be obvious from the fact that rhythm goes on even under very high concentrations of CO_2 . Newly produced CO_2 originating from the work of the cells can now have little significance in relation to the whole.

K. Effect of Temperature.

1) The frequency is altered in conformity with VAN'T HOFF'S rule (the RGT-Rule) with a temperature quotient = 2.1.

2) The lowest value of the frequency falls below its lowest value under superabundance of O_2 , and the highest value is much above the highest under a deficiency of O_2 .

3) The temperature exercises no effect upon the length that cannot be explained on other grounds.

4) The displacement of water follows the variations of the rhythm with a temperature-quotient 2.4.

5) Thus alterations of temperature exercise a specific effect that cannot be assumed to be due to increased need for O_2 .

6) As the temperature was regulated very carefully in the previously mentioned series of O_2 experiments, it is inconceivable that it has had any significance upon the main shaping of their results.

Thus it has been the aim of this investigation to make a simultaneous study of the ecological character of the habitat and the reciprocal adaptations of the organisms examined, in contrast to other investigations respecting animals from the sapropelic domain, in which the animal has been simply separated from its habitat, the latter being almost or completely ignored.



Literaturverzeichnis.

- ABEGG, R., Der Temperatureinfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Ztschr. f. Elektrochemie. Bd 11, 1905.
- , Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluss auf Lebensprozesse. Ibid.
- ALSTERBERG, G., Några synpunkter angående giftverkan av ammoniak och ammoniumföreningar gent emot sötvattensorganismer. Sonderabdr. mit deutschem Resumé. (Einige Gesichtspunkte betr. der Giftwirkung von Ammoniak und Ammoniumverbindungen auf Süßwasserorganismen). Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening, 1920.
- BABÁK, E. und B. DĚDEK, a) Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflüger's Arch. Bd. 119, 1907.
- und Ot. FOUSTKA, b) Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Ibid.
- , Die Mechanik und Innervation der Atmung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 1, 1912.
- BAEYER, H. v., Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902.
- BARDENFLETH, K. S. and R. EGE, On the anatomy and physiology of the air-sacs of the larva of *Corethra plumicornis*. Vidsk. Medd. Dansk Naturh. Forening. Bd 67, 1916.
- BAUNACKE, W., Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. 34, 1912.
- , Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. Biol. Centralblatt. Bd. 33, 1913.
- BEDDARD, T. E., A new branchiate oligochaete (*Branchiura Sowerbeyi*). Quart. Journ. of Mikr. Science. N. S. Vol. 33, 1892.
- , A monograph of the order Oligochaeta. Oxford 1895.
- BIEDERMANN, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd 2, 1911.
- BIRGE, E. and CH. JUDAY, The inland lakes of Wisconsin. The dissolved gases of the water and their biological significance. Wisc. Geol. and Naturhist. Survey. Bull. No. XXII, Scient. Series No. 7, 1911.
- and —, A limnological study of the Finger Lakes of New York. Bull. of the Bureau of Fisheries. Vol. 32, 1912.
- and —, Further limnological observations on the Finger Lakes of New York. Ibid. Vol. 37, 1920.
- BOHN, G., Sur les mouvements respiratoires musculaires des annélides marins. Compt. Rend. de la Société de Biologie. T. 56, 1904.
- , Attitudes et mouvements des annélides. Annales des Sciences Naturelles. 9me Série. Zoologie 3, 1906.
- BONDY, O., Untersuchungen über die Sauerstoffspeicherung in den Nervenzentren. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, 1904.
- BOUNHOL, M. J., Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des annélides polychètes. Annales des Sciences naturelles. 8me Série. Zoologie et Paléontologie 16, 1902.
- BRUNNER, E., Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ztschr. f. physikalische Chemie. Bd. 47, 1907.

- BUDGE, J., Ueber die Respirationsorgane von *Tubifex rivulorum*. Verhandl. des naturhist. Vereines der preuss. Rheinlande und Westphalens 7. Jahrg., 1850.
- BUNGE, G., Ueber das Sauerstoffbedürfniss der Darmparasiten. Ztschr. f. physiologische Chemie Bd. 8, 1883.
- , Ueber das Sauerstoffbedürfniss der Schlammbewohner. Ibid. Bd. 12, 1888.
- , Weitere Untersuchungen über die Athmung der Würmer. Ibid. Bd. 14, 1890.
- Conseil pour l'exploration de la mer. Bulletin trimestriel des resultats acquis pendant les croisières périodiques et dans les périodes intermédiaires. 1905—1910.
- DUGÈS, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des annélides abranched. Annales des Sciences Naturelles. T. 15, 1828.
- DITLEVSEN, A., Studien an Oligochaeten. Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. 77, 1904.
- DÜ RLETZ, G. E., Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl. Upsala 1921.
- ERHARD, H., Kritik von J. Loeb's Tropismenlehre. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 39, 1922.
- EISEN, G., Eelipidrilidae and their anatomy. A new family of the limicolidae Oligochaeta. Upsala 1881.
- EISIG, H., Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mittheil. aus der Zool. Stat. zu Neapel Bd. 1, 1879.
- , Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 16, 1887.
- EKMAN, S., Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie, 1915.
- EMMERLING, O., Praktikum der Wasseruntersuchung. Sammlung wiss. Praktika. Bd. 4, Berlin 1914.
- FEHLMANN, J. W., Die Bedeutung des Sauerstoffes für die aquatile Fauna. Vierteljahrsschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Bd. 62. Jahrg. 1917.
- FICK, A., Ueber Diffusion. Poggendorff's Annalen der Physik. Bd. 94, 1855.
- FRANKENBERG, G. v., Die Schwimmblasen von *Corethra*. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Physiol. Bd. 35, 1915.
- FREUDWEILER, H., Studien über das Gefässsystem niederer Oligochaeten. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 40, 1905.
- FRÖHLICH, F. W., Zur Kenntnis der Narkose des Nerven. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 3, 1904.
- , Das Sauerstoffbedürfniss des Nerven. Ibid.
- FUCHS, K., Die Topographie des Blutgefässsystems der Chaetopoden. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 42, 1907.
- FÜRTH, O. v., Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
- GAARDER, T., Über den Einfluss des Sauerstoffdruckes auf den Stoffwechsel I. Nach Versuchen an Mehlwurmpuppen. Biochem. Ztschr. Bd. 89, 1918.
- HEÑSEN, V., Die Thätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris*) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 28, 1877.
- HENTSCHEL, E., Ergebnisse der biologischen Untersuchungen der Elbe bei Hamburg. Mitteil. aus dem Zoologischen Museum Hamburg XXXIV, 1917.
- HESSE, R., u. F. DOFLEIN, Tierbau und Tierleben. Leipzig u. Berlin 1914.
- HESSELMAN, H., Über den Sauerstoffgehalt des Bodenwassers und dessen Einwirkung auf die Versumpfung des Bodens und das Wachstum des Waldes. In Schwedisch mit deutschem Resumé-Meddel. från Statens skogsförsöksanstalt H. 7. Skogsvårdsföreningens Tidskrift, 1910.
- HOFER, Ueber die Vorgänge der Selbstreinigung im Wasser. Münchener Medicinische Wochenschrift. 52. Jahrg., 1905.
- HOFSTEN, N. v., Zur Kenntnis der Tiefenfauna des Briener und Thuner Sees. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde Bd. 7, 1913.
- HOPPE-SEYLER, F., Weitere Versuche über die Diffusion von Gasen in Wasser. Ztschr. f. physiologische Chemie. Bd. 19, 1894.
- HÜFNER, G., Ueber die verschiedenen Geschwindigkeiten, mit denen sich die atmosphärischen Gase im Wasser verbreiten, und über die biologische Bedeutung zweier von diesen Grössen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth. Bd. 21, 1897.

- HUSS, H., Können die Cyclopiden intramolekular atmen? Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie Bd. 6, 1913—14.
- JACOBSEN, O., Über die Luft des Meerwassers. Annalen der Chemie und Pharmacie N. R. Bd. 91, 1873.
- JOLYET, T. et P. REGNARD, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Archives de Physiologie normale et pathologique, 2me Série, Tome 4. Neuvième année, 1877.
- JONSSON, E., Kemiska undersökningar. Aus der Arbeit »Klotentjärnarna»; (Chemische Untersuchungen der Kolke des Klotengebiets). Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache von E. NAUMANN. Meddel. från K. Lantbruksstyrelsen N:o 232, 1921.
- JORDAN, H. und B. SCHWARZ, Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrorespirometrie in bestimmten Gasgemischen und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. Pflüger's Arch. Bd. 185, 1920.
- JUDAY, Ch. Some aquatic evertbrates that live under anaerobic conditions. Transact. of the Wisc. Acad. of Science, arts and lettres. Vol. 16 Part. I, 1908.
- KANITZ, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Die Biochemie in Einzeldarstellungen. I. Berlin 1915.
- KNAUTHE, K., Das Süßwasser. Neudamm 1907.
- KOLKOWITZ, R. und M. MARSSON, Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Berichte der deutsch. Bot. Ges. Bd. 26. Jahrg. 1908.
- und —, Ökologie der tierischen Saprobien. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. 2, 1909.
- , Pflanzenphysiologie. Jena 1914.
- KONOPACKI, M., Über den Atmungsprozess bei Regenwürmern. Bull. Internat. de l'Acad. d. Sciences d. Cracovie, 1907.
- KROGH, A., On the tension of Carbonic Acid in Natural Waters and especially in the Sea. Meddelse om Grønland 26, 1904.
- , On the hydrostatic Mechanism of the Corethra Larva with an account of methods of microscopical gas analysis. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 25, 1911.
- and I. LEITCH, The respiratory function of the blood in fishes. Journ. of Physiol. Vol. 52, 1918—19.
- KÜHNE, W., Ueber die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 1. Mitteil. Ztschr. f. Biologie Bd. 35, 1897. 2. Mitteil. Ibid. Bd. 36, 1898.
- KUIPER, T., Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Pflüger's Arch. Bd. 117, 1907.
- LANKESTER, E. R., A contribution to the knowledge of haemoglobin. Proceedings of the Royal Society of London Vol. 21, 1872—73.
- LAUTERBORN, R., Die »saproelische« Lebewelt. Zool. Anzeiger. Bd. 24, 1901.
- , Die Verunreinigung der Gewässer und die biologische Methode ihrer Untersuchung. Ludwigs-hafen 1903. (Nicht 1908! wie v. Ref. S. 12 angegeben worden ist).
- , Art. »Süßwasserfauna« in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. 9, 1913.
- , Die saproelische Lebewelt. Verhandl. d. naturhistorisch-medicinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 13, 1915.
- LEITCH, I., The function of haemoglobin in Invertebrates with special reference to Planorbis and Chironomus larvae. Journ. of Physiol. Vol. 50, 1916.
- LOCKE, F. S., On a supposed action of distilled water as such on certain animal organisms. Ibid. Vol. 18. 1895.
- LOEB, J., Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit den Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Arch. Bd. 47, 1890.
- , Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I. Ueber Heteromorphose. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1891 und 1892.
- MEINERT, Fr., De encephale Myggelarver. (Die encephalen Mückenlarven. Rubrik v. Ref. übersetzt.) Videnskabernes Selskabs Skrifter. 6 Raekke. Naturvid. og Mathem. Afd. 3. 1885—86.
- MEYER, F., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Blutgefäßsystems bei Tubifex tubifex (MÜLL). Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 54, 1917.
- MIALL, L. C., The natural history of aquatic Insects. London 1895.
- MICHAELSEN, W., Oligochaeta in: »Das Tierreich«. Berlin 1900.
- , Oligochaeta in: »Süßwasserfauna Deutschlands«, Heft 13. Jena 1909.
- , Zentralafrikanische Oligochaeten. Ergebnisse d. II. deutsch. Zentral-Afrika-Expedition 1910—1911. Bd. 1. Zool. Leipzig 1915.

- NAUMANN, E., Undersökningar över fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggående gytte- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten. (Untersuchungen über die Plankton- und Bodenbeschaffenheit einiger Süd- und mittelschwedischer Urbergsgewässer). Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 56. N:o 6, 1917.
- , Om järnets förekomstsätt i limniska avlagringar. (Über das Vorkommen von Eisen in limnischen Ablagerungen). Mit deutschem Resumé. Sv. Geol. Unders. Årsbok 12, N:o 6, 1918.
- , Några synpunkter angående limnoplanktons ökologi med särskild hänsyn till fytoplankton (Einige Gesichtspunkte zur Ökologie des Planktons mit besonderer Berücksichtigung des Phytoplanktons). Mit deutschem Resumé. Svensk botanisk tidskrift Bd. 13, 1919 a.
- , Om planktoniska djurformer såsom orsak till färgningar i sötvatten. (Über Tierformen des Planktons, die Färbungen im Süßwasser verursachen). Sonderabdr. mit deutschem Resumé. Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening 1919 b.
- , Några synpunkter angående de limniska avlagringarnas terminologi. (Einige Gesichtspunkte betr. der Terminologie der limnischen Ablagerungen). Sv. Geol. Unders. Årsbok 14, 1920.
- , Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 17. Nr. 18. 1921 a.
- , Undersökningar över Fytoplankton och undersökningar över bottens beskaffenhet. Aus der Arbeit »Klotentjärnarna». (Untersuchungen über Phytoplankton und Bodenbeschaffenheit der Kolke des Klotengebiets.) Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache. Meddel. från K. Lantbruksstyrelsen N:o 232, 1921, b.
- , Die Bodenablagerungen des Süßwassers. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 13, 1921 c.
- NERNST, W., Theorie der Reaktionsgeschwindigkeit in heterogenen Systemen. Ztschr. f. physikalische Chemie Bd. 47, 1907.
- NOË J., Variation avec l'habitat de la résistance des poissons à l'asphyxie dans l'air. Comt. Rend. de la Société de Biologie. T. 45, 1893.
- NOMURA, E., On two species of aquatic oligochaeta, *Limnodrilus gotoi* Hatai and *L. willeyi* n. sp. Journ. of the Coll. of Science. Imper. Univ. of Tokyo. Vol. 35, Art. 4, 1913.
- NORDQUIST, H., Studien über das Teichzooplankton. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2. Bd. 17 Nr. 5, 1921.
- OHLENDORF, O., Beiträge zur Anatomie und Biologie der Früchte und Samen einheimischer Wasser- und Sumpfpflanzen. Inaug.-Diss. 1907.
- OELMÜLLER-SPITTA, Untersuchung und Beurteilung des Wassers und Abwassers III. Aufl., Berlin 1910.
- OMELIANSKY, W., Der Kreislauf des Schwefels. Lafar's Handbuch der technischen Mykologie 1904 — 1907. Bd. 3.
- PAUSE, J., Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 36, 1919.
- PETTENKOFER, M. v., Ueber den Kohlensäuregehalt der Grundluft im Geröllboden von München in verschiedenen Tiefen und verschiedenen Zeiten. Ztschr. für Biologie Bd. 7, 1871 und Bd. 9, 1873.
- PETERSEN, C. G. JOH., Havets Bonitering II. (Bonitering des Meeres. Rubrik v. Ref. übersetzt). Beretning fra den danske biologiske Station. Bd. 21, 1913.
- PFLÜGER, E., Beiträge zur Lehre von der Respiration. I. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. Bd. 10, 1875.
- POLIMANTI, O., Über die Asphyxie der Fische an der Luft und ihre postmortale Herz- und Muskel-erregbarkeit. 1. Abhandl. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abth., Jahrg. 1911.
- POLUTA, C., Recherches sur la durée de la vie des poissons hors de l'eau. Annales des Sciences naturelles, 5me Série. Zoologie et Paléontologie 4. 1865.
- POTONIÉ, H., Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. a. Band I: Die Sapropelite. — Abh. der k. Preuss. Geolog. Landesanstalt. Berlin 1908. b. Band II — c. Band III: Die Humusbildungen und die Liptobiolithe. Ibid. 1911 und 1912.
- PRANDTL, L., Art. »Flüssigkeitsbewegung» in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 4, 1913.
- PÜTTER, A., Die Atmung der Protozoen. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 5, 1905.
- , Der Stoffwechsel des Blutegels (*Hirudo medicinalis* L.). Ibid. Bd. 7, 1908.
- RICHTER, E., Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verh. d. 9. Deutsch. Geographentag. Wien 1891.

- RINGER, S. and H. SAINSBURY, The action of potassium, sodium and calcium salts on *Tubifex rivulorum*. Journ. of Physiol. Vol. 16, 1894.
- , and A. G. PHEAR, The influence of saline media on *Tubifex rivulorum*. Proceedings of the Physiological Society. Ibid. Vol. 17, 1894—1895.
- , The action of distilled water on *Tubifex*. Ibid. Vol. 22, 1897—1898.
- RUTTNER, F., Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. Fortschritte d. naturwiss. Forschung. Bd. 10, 1914.
- SCHNEIDER, J., Untersuchungen über die Tiefseefauna des Bielersees mit besonderer Berücksichtigung der Biologie der Dipterenlarven der Grundfauna. Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern, 1904.
- SCHWARTZ, A., Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluss. Pflüger's Arch. Bd 121, 1908.
- SERNANDER, R., Förna och äfja. (»Förna» und »Äfja»). Geologiska Föreningens i Stockholm Föreläsningar, 1918.
- SNYDER, CH. D., The influence of temperature upon the rate of heart beat in the light of the law for chemical reaction velocity. II. Amer. Journ. Physiol. Vol. 17, 1906.
- , Concerning some recent experiments on the temperature coefficient of nerve conduction and cardiac rhythmicity. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd 14, 1913.
- SPÄT, W., Über die Zersetzungsfähigkeit der Bakterien im Wasser. Arch. f. Hygiene. Bd 74, 1911.
- STEINMANN P. und G. SURBECK, Die Wirkung organischer Verunreinigungen auf die Fauna schweizerischer fließender Gewässer. Bern 1918.
- STERLING, S. A., Das Blutgefäßsystem der Oligochaeten. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd 44, 1909.
- STERN, O., Art. »Osmotische Theorie» in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd 7, 1913.
- THIENEMANN, A., Über die Bestimmung der Chironomidenlarven und -puppen. Zool. Anzeiger. Bd 33, 1908.
- , Die Bauten der Chironomidenlarven. Ztschr. f. den Ausbau d. Entwicklungslehre. 3. Jahrg. 1909.
- , Aristoteles und die Abwasserbiologie. Festschr. gew. den Teilnehmern d. 84. Versamml. Deutsch. Naturforsch. u. Ärzte in Münster i. Westf. von der Medizinisch-Naturwiss. Ges. in Münster, 1912.
- , Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd 6, 1913—14.
- , Physikalische und chemische Untersuchungen in den Maaren der Eifel. II. Verhandl. des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande und Westfalens. 71. Jahrg., 1914.
- , Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Ibid. 72. Jahrg., 1915.
- , Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. Arch. f. Hydrobiol. Bd 12, 1920 a.
- , Biologische Seetypen und die Gründung einer Hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. Stuttgart 1920 b.
- VEJDOVSKÝ, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.
- WAGNER, F. v., Zur Oecologie des *Tubifex* und *Lumbriculus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 23, 1906.
- WALLENGREN, H., Zur Biologie der Muscheln I. Die Wasserströmungen. II. Die Nahrungsaufnahme. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 1. Nr 2 und 3, 1905.
- , Physiologisch-biologische Studien über die Atmung bei den Arthropoden. III. Die Atmung bei den Arthropoden. Ibid. Bd. 10. Nr 8, 1914.
- WHIPPLE, G. C., The microscopy of drinking water. New York 1914.
- WINTERSTEIN, H., Ueber den Mechanismus der Gewebsatmung. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd 6, 1907.
- , Die automatische Tätigkeit der Atemzentren. Pflüger's Arch. Bd. 138, 1911.
- , Die Regulierung der Atmung durch das Blut. Ibid.
- , Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie Bd. 1, 1912.
- ZSCHOKKE, F., Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Monographien und Abhandlungen zur Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrographie Bd 4, 1911.
-

Inhalt.

| | Seite |
|---|------------|
| Einleitung | 3 |
| I. Allgemeine Züge in der Ökologie der <i>Tubificiden</i> | 5 |
| Der Röhrenbau der <i>Tubificiden</i> | 5 |
| Die Rolle der <i>Tubificiden</i> als Indikatoren auf verunreinigtes Wasser..... | 8 |
| LAUTERBORN's sogenannte " <i>sapropelische Lebewelt</i> " | 12 |
| II. Das Milieu der <i>Tubificiden</i> in ökologischer Beziehung | 14 |
| Die respiratorischen Eigenschaften des Milieus der <i>Tubificiden</i> | 14 |
| Der O ₂ -Gehalt des Schlammes | 15 |
| Die O ₂ -Verhältnisse des respiratorischen Mediums | 19 |
| III. Die allgemeinen Züge der Anpassungen der <i>Tubificiden</i> an ihr Milieu | 24 |
| Aktive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna... .. | 24 |
| Passive respiratorische Anpassungen der höheren Konstituenten der episapropelischen Fauna | 28 |
| Das ökologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen | 33 |
| Das physiologische Verhältnis zwischen den aërob-aktiven und den passiven respiratorischen Anpassungen | 36 |
| Das ökologische und physiologische Verhältnis zwischen der andauernden Anaërobiose und der Notanaërobiose | 39 |
| Andere passive Anpassungen der episapropelischen Fauna | 40 |
| Die ökologische Bedeutung der Fäulnisgifte und des O ₂ | 43 |
| IV. Die aktiven aërob-respiratorischen Mechanismen der <i>Tubificiden</i> | 46 |
| Die allgemeinen Züge der respiratorischen Bewegungen der <i>Tubificiden</i> | 46 |
| Die Reaktionen der <i>Tubificiden</i> auf Wechsel im O ₂ -Gehalt | 53 |
| Der Effekt der Rythmik | 67 |
| Die Reaktionen der <i>Tubificiden</i> auf "Altwerden des Wassers" | 76 |
| Asphyktische Störungen in der Blutcirkulation | 82 |
| Das "O ₂ -Diffusionsexperiment" | 84 |
| Tägliche Periodizitäten in den Reaktionen der <i>Tubificiden</i> | 91 |
| Durch O ₂ -Mangel hervorgerufene Störungen in der Nahrungsaufnahme..... | 94 |
| Die Darmatmung | 98 |
| Darmatmung oder Hautatmung? Möglicherweise beides? | 105 |
| "Das Schlammhöhenexperiment" | 110 |
| Die Diffusionsverhältnisse zwischen Wasser und Schlamm | 117 |
| Die ökologische Bedeutung der respiratorischen Kurve..... | 122 |
| Die O ₂ -Konzentration der respiratorischen Schicht | 130 |
| V. Die Einwirkung der Kohlensäure auf die respiratorischen Mechanismen | 137 |
| Die respiratorischen Reaktionen der <i>Tubificiden</i> auf Änderungen in der CO ₂ -Konzentration | 137 |
| Die respiratorische Kurve der <i>Tubificiden</i> bei hoher CO ₂ -Konzentration | 146 |
| VI. Die Einwirkung der Temperatur auf die respiratorischen Mechanismen | 150 |
| Die Reaktionen der <i>Tubificiden</i> auf Temperaturwechsel..... | 150 |
| Veränderungen in der Vitalität der <i>Tubificiden</i> bei verschiedenen konstant wirksamen Temperaturen | 158 |
| Summary in Englisch | 159 |
| Literaturverzeichnis | 171 |

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 2.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 2.

BIOLOGISKT-BOTANISKA UNDERSÖKNINGAR AV ÖRESUND

II.

EN VEGETATIONSFÄRGNING AV *NODULARIA SPUMIGENA*
I ÖRESUND JÄMTE BIOLOGISK ÖVERSIKT ÖVER ÖVRIGA
MARINA BALTISKA PLANKTONFÄRGNINGAR

AV

GUNNAR SJÖSTEDT

—
MED TRE TEXTFIGURER

(MIT ZUSAMMENFASSUNG IN DEUTSCHER SPRACHE)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Förelraggen i Kungl. Fysiografiska Sällskapet den 8 mars 1922.

LUND 1922
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

I. En *Nodularia*-färgning i Öresund.

Vid en exkursion i Öresund med Kgl. Fysiografiska Sällskapets undersökningsbåt »Sven Nilsson», för lidet år den 18 september, iaktogs mellan ön Hven och skånska kusten en vegetationsfärgning, förorsakad av *Nodularia spumigena*.

Vid tillfället i fråga rådde stark nordgående ström (se vidare nedan). Vädret klart, sol, vindstill. Vattnet, särskilt själva ytvattnet, visade en mycket frappant »prickighet», förorsakad av otaliga, gulgröna, spiralvridna algtrådar, som vid företagen mikroskopisk undersökning visade sig vara att hänföra till ovannämnda *Nodularia spumigena* MERT.

Den vegetationsfärgande algformens utseende framgår av bifogade teckningar (fig. 1 och 2). Trådarnas tjocklek 10—11 μ , de enskilda cellernas höjd 1,8—3 μ . Heterocysterna något, ehuru obetydligt bredare än övriga celler. Sporer kunde ingestades iakttagas. Trådarna voro som nämnt spiralvridna och bildade av i medeltal 300 celler. Dock voro trådar med större cellantal ingalunda sällsynta. Även kunde man finna flera spiraler sinsemellan intrasslade i varandra till en enda stor härva (fig. 1).

För undersökning av frekvens och djupfördelning togos vattenprov från ytan, 0,5 och 1 m. djup. Ytprovet visade vid verkställd frekvensräkning med en KOLKWITZ-kammare (1 ccm.) 13300 ± 200 individ pr liter (vid räkning av 10 kamrar). Proven från 0,5 och 1 m. djup undersöktes med en KOLKWITZ-kammare av stora typen, varvid som frekvens erhöles i provet från 0,5 m. djup 46 och från 1 m. djup 40 individ pr liter vatten. I vattenprov från större djup erhöles ingen *Nodularia*.

Temperatur- och salthaltsförhållandena, som omedelbart därefter undersöktes på Sundsstationen nr 17, strax söder om Hvalagrundspricken (25 m. djup), framgå av omstående tabell:

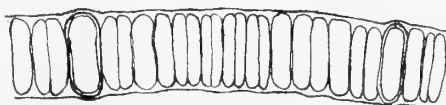
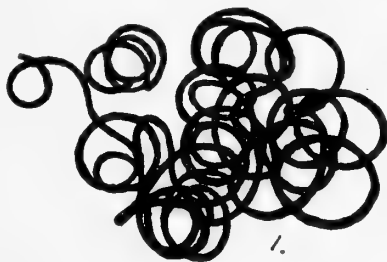


Fig. 1—2.

Fig. 1. *Nodularia spumigena* MERT. — Habitusbild. Flera i varandra intrasslade *Nodularia*-spiraler. 100 \times 1.

Fig. 2. Cellstruktur av samma alg. 1000 \times 1.

TABELL I.

| Djup | Temperatur | Salthalt |
|--------|------------|----------|
| ytan | 12,9° | 14,5 ‰ |
| 0,5 m. | 12,9° | 14,5 ‰ |
| 1 m. | 12,9° | 14,5 ‰ |
| 2 m. | 12,8° | 14,5 ‰ |
| 5 m. | 12,8° | 15,8 ‰ |
| 10 m. | 12,6° | 16,4 ‰ |
| 15 m. | 12,6° | 20,3 ‰ |
| 20 m. | 11,2° | 28,5 ‰ |
| 25 m. | 10,6° | 30,2 ‰ |

På de första 10 m. från ytan nedåt är differensen i salthalt som synes endast 1,9 ‰, för de därpå följande 15 m. däremot 13,8 ‰. Språngskiktet ligger i detta fall på ett djup mellan 15 och 20 meter.

Temperaturen visar som synes en ovanlig likformighet. Någon påfallande sänkning erhöles ej ens i språngskiktet såsom eljes vanligen brukar vara fallet här i Sundet. Denna omständighet torde emellertid kunna förklaras av de sistlidna sommar alldeles ovanligt skiftande ström- och vindförhållandena, varigenom en avsevärd blandning av de olika vattenlagren ägde rum, ett förhållande, som för övrigt ej torde vara av enbart teoretiskt utan även av stort praktiskt intresse och betydelse, nämligen med hänsyn till sillfisket, vare sig nu detta direkt influeras härav eller, vilket snarare torde vara fallet, indirekt genom det som näring tjänande zooplanktonet, som säkerligen för sin del i hög grad påverkas av dylika skiftningar i strömförhållandena och därmed sammanhängande blandning av vattenlagren. Sillfisket var under den gångna sommaren också alldeles ovanligt dåligt.

Härvid är dock att märka, att för planktonet i allmänhet en dylik blandning av olika vattenströmmar plägar verka i hög grad gynnsamt. Sundet var vid denna tid också, och särskilt vissa perioder, ytterst rikt på plankton, i all synnerhet *Melosira*, som i massor fastnade på fiskarnes nät, så att dessa syntes helt gråa till färgen. För det som specifik sillnäring tjänande zooplanktonet förefaller emellertid en dylik omblandning av vattenskikten verka i hög grad skadligt, ett förhållande, som torde sammanhänga med ifrågavarande planktoners näringsfysiologiska standard i allmänhet.

Vid upphämtningen av de första vattenproven började en svag sydvästlig bris blåsa upp, varvid *Nodularia*-spiralerna skingrades och vegetationsfärgningen så gott som omedelbart försvann. Under de därefter utförda temperatur-, salthalts- och strömmätningarna erhöles ingen *Nodularia* alls.

Samtidigt med upptagandet av vattenproven utfördes även undersökningar av vid tillfället rådande strömhastighet och strömriktning med användande av en V. W. EKMANNS strömmättningsapparat, förbättrad typ. Strömmätningarna lämnade följande resultat:

TABELL 2.

| Djup | Strömhastighet |
|-------------|-----------------|
| ytan | 2709 m. pr tim. |
| 2,75 m. dj. | 1609,92 m. » |
| 10 m. dj. | 990,7 m. » |
| 15 m. dj. | 154,8 m. » |
| 20 m. dj. | 0,00 m. » |

Som förut påpekats förelågo *Nodularia*-spiralerna huvudsakligen samlade i själva vattenytan, där de av den rådande starka strömmen med stor hastighet transporterades norrut. Strömmen i ytvattnet löpte vid tillfället i fråga i nordnordostlig riktning med en hastighet af 2709 m. i tim. d. v. s. 0,75 m. i sekunden, alltså en ganska avsevärd strömhastighet, som också förklarar denna *Nodularia*-färgnings uppträdande mitt ute i Öresund.

Vegetationsfärgningen i fråga syntes upptaga hela området mellan Hven och skånska kusten och iaktogs från Bäckvik (Hven) och sedan söderut över ett område, minst två distansminuter i längd.

Uppkommande bris och vegetationsfärgningens därav betingade försvinnande omöjliggjorde ytterligare utforskning beträffande fenomenets vidare utbredning.

II. Andra marina vegetationsfärgningar, särskilt med hänsyn till Östersjö-området.

Kännedomen om vegetationsfärgningar och vattenblomningar i söt- och saltvatten har mycket gamla anor. Vad särskilt de marina planktonfärgningarna beträffar, finna vi redan hos POMPONIVS MELO (De situ orbis, III, kap. 8) och den grekiske historieskrivaren STRABO (lib. XVI) uppgifter om rödfärgningen av vattnet i Röda Havet (DARESTE, 1854). ÄVEN PLINIUS (Historia mundi, lib. VI, kap. 23) omnämner i förbigående den röda vattenfärgen därstädes. Från medeltiden, 1700-talet och början av 1800-talet föreligga också mer eller mindre sporadiska uppgifter om dylika marina vattenblomningar, blodfärgningar o. d. Se härom WILLE 1904.

Den förste, som mera ingående studerade dessa egenartade förhållanden, bl. a. färgningen i Röda Havet, var EHRENBURG (1830). Orsaken till Röda Havsfärgningen fann han vara en liten Schizophycé, som han gav namnet *Trichodesmium erythraeum*, och som där periodvis uppträder i så oerhörda massor, att vattnet helt rödfärgas. Röda Havsfärgningen har sedermera utförligt behandlats av MONTAGNE (1844), MÖBIUS (1900) m. fl.

Även den närstående *Trichodesmium Thiebautii* GOM.¹ och ännu ett par andra arter av samma släkte uppträda i vegetationsfärgande mängd inom marina området, den sistnämnda för övrigt även i Medelhavet vid Neapel (SCHRÖDER 1900), varifrån den av FALKENBERG (1879) beskrivits under namn av *Oscillatoria pelagica*. Dessa *Trichodesmium*-arter ha sedermera återfunnits på många olika ställen i världshaven.

Rödfärgning av havsvattnet kan för övrigt även förorsakas av andra planktoniska former än just Schizophycéer, ehuruval detta i regel är fallet. Se härom vidare STEUER, 1910. Samtliga dessa marina rödfärgningar synas emellertid i regel bundna till varmare hav.

I våra farvatten förekomma också marina planktonfärgningar, ehuru av något annat slag. I regel uppträda dessa färgningar i grönt, gulbrunt eller brunt. Rödfärgningar äro dock ej heller vid våra kuster alldeles okända. WARMING (1876) beskriver t. ex. från danska kusten en sådan massförekomst av purpurbakterier, att »ofte Flader paa mangfoldige Kvadratfods Størrelse vise sig dækkede af en, ofte stærk, lysrød Farve, og derved falde i Øjene i stor Afstand». På vissa håll synes fenomenet nå en alldeles särskilt stor utbredning; det säges t. ex. »at en Vig ved Mols saa konstant er rødfarvet, at Indbyggerne der paa Egnen kalde den det røde Hav».

Samma fenomen har jag även iakttagit vid Skånekusten, på vissa ställen vid Barsebäck, Malmö och även annorstädes, där havstång och *Zostera* samlas och får ligga och ruttna i grunda, solvärmda vikar och strandhålor. Särskilt är det *Lamprocystis roseo-persicina* (K.G.) SCHROETER, *Thiocystis violacea* WINOGR., *Erythroconis littoralis* ÖRSTED² samt *Chromatium vinosum* (EHRENB.) WINOGR., som i dessa röda bottenöverdrag påträffas.

I LINNÉS Öländska och Gotländska Resa, p. 110 finna vi för övrigt en uppgift om en rödfärgning på uppkastad, ruttande tång, vilken iakttagelse i detta sammanhang torde vara av intresse. »På denna Tången» (sc. *Fucus vesiculosus*), säger LINNÉ, »låg liksom blod eller en röd färg, som var utdragen av denna *Fucus* medelst havsvattnet, solen och förruttelse». Att ifrågavarande rödfärgning torde ha orsakats av purpurbakterier synes mig ganska säkert. Samma fenomen omtalas även på annat ställe av samme författare (LINNÉ, 1741, p. 120).

Stundom kunna emellertid dylika purpurbakterier förekomma även mer eller mindre planktoniskt. WARMING framhåller så t. ex. att man mycket ofta får se »løse, fnuggede Smaaklumper drive om i Vandet». Dessa bildningar utgöras särskilt av *Lamprocystis*. Liknande förhållanden återfinnas även vid våra kuster.

¹ *Tr. Thiebautii* är emellertid en verklig planktonform, i det den förorsakar en vegetationsfärgning genom vattenmassan i dess helhet, under det att *Tr. erythraeum* uppträder endast som ett på ytan flytande, rödaktigt algsjikt, alltså som en vattenblomning i ordets ursprungliga betydelse.

² Denna art uppträder allmänt vid havsalgernas förruttelse och är, efter vad jag kunnat finna, med all säkerhet identisk med den av WINOGRADSKY (1888) beskrivna *Thiopedia rosea*. Detta namn har sedermera allmänt upptagits i litteraturen (se t. ex. KOLKWITZ, 1915, p. 158), men bör på grund av ovan omtalade identitet ersättas med det äldre, ursprungligen av ÖRSTED (1842) givna namnet *Erythroconis littoralis*.

På det hela taget är det dock i dessa fall egentligen endast fråga om så att säga pseudoplanktoniska bildningar, från substratet tillfälligtvis lossnade kolonier eller fragment därav, som sedermera driva omkring i vattnet, liksom fallet för övrigt ofta är med lösrivna individ av *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ectocarpus*, *Spacellaria cirrhosa* (f. *agagropila*) och flera andra. En verkligt planktonisk purpurbakterie beskrives däremot av MOLISCH (1907). Arten i fråga, *Rhodocapsa suspensa*, är emellertid hittills känd endast från MOLISCHS egna algkulturer.

* *
 * *

De gröna, gulgröna eller gulbruna vegetationsfärgningarna äro emellertid inom våra farvatten, i synnerhet Östersjön, vida vanligare. Särskilt är det två former, som här pläga uppträda i sådana högproduktioner, att en vegetationsfärgning eller vattenblomning blir följden. Dessa två former äro den förut omnämnda *Nodularia spumigena* MERT samt *Aphanizomenon flos aquæ* (L.) RALFS.

1. *Nodularia spumigena* MERT.

Beträffande den första av dessa båda algformer föreligga säkra uppgifter om dess planktoniska existens först hos ROEMER (1845). Den omnämnes av honom »als ein olivengrüner Gallert am Ufer von Nordeney auf Meeresschaum».

Utförliga och högst intressanta uppgifter finna vi sedermera hos den svenske zoologen G. LINDSTRÖM (1856). Av denne forskare beskrives nämligen en baltisk vegetationsfärgning, förorsakad av vad iakttagaren kallar »en livligt grön diatomacée», av WILLE (1904) identifierad med just ifrågavarande *Nodularia spumigena*.

»Det är denna», heter det bl. a., »som förorsakar det i synnerhet vid Gotland varseblifna, hvarje sommar återkommande fenomen, som man der kallar för »hafvets blomning».» Arten i fråga uppgives förekomma i sådan mängd, »att det lager, den bildar på hafsytan, är så tätt och djupt¹, att båtarna stundom nätt och jämt kunna komma fram». Högproduktionen synes nå maximum i augusti månad. Så säges nämligen bl. a., att vid denna tid »så ofantliga massor döda individer af den lilla växten drefvo in mot stränderna vid Wisby, att de långt ut från dessa lågo som ett tjockt, grågult täcke på vattenytan och hopade på grundare vatten, under förruttnande, gåfvo från sig stinkande utdunstningar».

¹ Beträffande *Nodularias* och en hel del andra Schizophycéers sväv- och flytförmåga har man tidigare varit benägen anse denna betingad av de i cellerna förekommande pseudovakuolerna. Ursprungligen (KLEBAHN 1895) ansågos dessa innehålla ett gasformigt ämne, som sålunda skulle minska algcellens specifika vikt och därigenom möjliggöra algens i fråga kringflytande i vattenytan. Man nämnde dessa pseudovakuoler på grund härav även gasvakuoler. Sedermera har emellertid av MOLISCH (1903) visats, att pseudovakuolernas innehåll till konsistensen icke är gasformigt utan mer eller mindre fast eller flytande, en omständighet, som i och för sig naturligtvis icke alls behöves anses strida mot uppfattningen av pseudovakuolerna som specifika flytorgan. Denna hypotes torde emellertid numera, sedan dylika bildningar träffats ej endast hos de planktoniska utan lika allmänt även hos de sedentära formerna, få anses ohållbar.

Från Gotland, från ett ställe norr därom, nämnt Kopparstenarna (58° 35' N.) föreligga hos AURIVILLIUS (1896) och CLEVE (1897) ävenledes uppgifter om rikliga fynd av denna algform. Högproduktionen för arten i fråga inföll enligt sistnämnde författare under år 1895 från slutet av juli till början av september, och följande år från mitten av juni till slutet av augusti.

I Finska viken är *Nodularia* enligt LEVANDER (1900) en synnerligen vanlig planktonform. Även i Ålands Hav har den ehuru sparsamt anträffats av samme författare. Från Humle- och Edesvikarna, ett par havsvikar i Helsingforstrakten, omtalas likaledes vattenblomningar av *Nodularia spumigena* tillsammans med *Anabæna baltica* och *Aphanizomenon flos aquæ* »som ljusgröna hinnor på vattenytan och beläggning på stränderna» (HÄYRÉN, 1921 c). Vikarna uppgivas vara förorenade genom utflöde av kloakvatten. Samme författare meddelar vidare om en annan vegetationsfärgning i en grund havsvik S om Tvärminne Zoologiska station. Vegetationen utgjordes även i detta fall av *Nodularia*, *Aphanizomenon* och *Anabæna baltica*, vilka samtliga uppträdde massvis.

Intressanta uppgifter om *Nodularia spumigena* och dess förekomst lämnas av FEDDERSEN (1889). Enligt sistnämnde författare sträcker sig *Nodularians* utbredningsområde under sommaren »fra langt oppe i den Botniske Bugt ud over den største Deel af Østersøen». Algen förekommer spridd »gjennem hele Vandmassen», och man har enligt samme författare iakttagit »dette Svæv i en Dybde av 12—14 Favne».

I HENSENS 1887 utgivna, storartade arbete »Ueber die Bestimmung des Planktons — — an Pflanzen und Tieren», synnerligen intressant på grund av där införda och använda kvantitativa undersökningsmetoder, upptagas som vattenblombildande former *Nostoc*-sp., *Aphanizomenon flos aquæ* samt *Nodularia litorea* (syn. med *Nod. spumigena*). Vegetationsfärgningar och vegetationsfärgande alger uppgivas i övrigt vara relativt sällsynta i denna av HENSEN undersökta del av Östersjön. *Nodularia*-vegetationen uppträder i Svinemünde-trakten ungefär åtta månader i sträck och når sitt maximum i augusti. Algen i fråga betraktas av HENSEN som en ursprungligen fastsittande kustform.

I ett senare arbete av samme författare (1893) heter det om *Nodularia*: »Bzüglich der Oscillarien habe ich zu berichten, dass deren Hauptmasse aus *Nodularia* bestand, es kam aber daneben eine Art vor, welche auf zersetzer Materie als Rasen hervorsprossete, sie war weit seltener, es konnte die Spezies nicht festgestellt werden». Beträffande den vid de HENSEN'ska undersökningarna erhållna frekvensen av dessa båda arter heter det vidare: »In der westlichen Ostsee und bei Gjedser waren etwa¹ 4 Millionen vorhanden, in der ostlichen Ostsee sank die Zahl um das fünf-fache und darüber. Die Abnahme ist also nicht besonders ausgesprochen. Bei Polangen und bei der Tiefe trat sogar eine Zahl auf, die derjenigen der westlichen Ostsee entsprach. Hier waren aber die parasitischen Oscillarien besonders stark vertreten. Im Haff fehlten beide Formen ganz.»

¹ pr kbm. vatten.

Från Danziger Bucht är *Nodularia spumigena* känd bl. a. genom REINKES (1900) undersökningar. Den synes där vara synnerligen allmän. Oerhörda massor, »die nicht selten wie eine dicke, gelbe Rahmschicht an der Oberfläche sich absetzten», påträffades av den citerade författaren inom området i fråga.

Hos LAKOWITZ (1907) finna vi likaledes uppgifter om denna *Nodularia*: »In kleinen Flocken flottierend im Sommer. Gewöhnlich im August fast rein in grossen Massen an der Oberfläche des Wassers auftauchend, eine »Wasserblüte» hervorruhend; auch an Algen im flachen Wasser hier und dort haftend. Adlershorst, Putziger Wiek, Samländische Küste.»

Under Pommerania-expeditionen anträffades i september 1871 *Nodularia spumigena* sparsamt inblandad i den i övrigt av *Aphanizomenon flos aquæ* bestående, rikt utvecklade vattenblomningen i Frisches Haff vid Pillau (MAGNUS 1873). Vidare ha enstaka *Nodularia*-exemplar av APSTEIN (1901) iakttagits i trakten av Stralsund (»nördlich von Stralsund bis in die Prohner Wiek»).

SCHMIDT upptager i sitt utförliga arbete »Danmarks blaagrønne Alger» (1899) talrika danska lokaler för denna alg: »Østersøen: Gjedser (SCHMIDT), ved Møen, omkring Bornholm paa flere Steder, Rønne, Rø, S.O. for Bornholm paa 54° 56,5' N. Br., 15° 12,5' Ø. L. (ROSENV.). Fyenske Øgaard: Svendborg (ROSENVINGE). Lillebælt: Brøndsodde i Vejle Fjord, Fænø-Sund (ROSENVINGE). Storebælt: Nyborg ved Langeland (OSTENFELD), Kjertemind (ROSENVINGE), Taarbæk (ifølge OSTENFELD), Hellebæk (SCHMIDT). Kattegat: Hofmansgave ved Odensefjord (LYNGBYE, HOFMAN-BANG), Anhalt Fyr i N.N.V. 6 Kvml (ifølge OSTENFELD), Frederikshavn (SCHMIDT), Groves Flak, N.O. f. Læsø, Læsø Rende, Trindelens Fyrskib, Aalborg Bugt, Nordre Rønner, N. f. Hirtsholmene (ROSENVINGE ifølge OSTENFELD). Limfjorden: Struer, Virksund (ROSENVINGE), Nykjøbing (ROSENVINGE, TH. MORTENSEN)».

Hos OSTENFELD (1913) finna vi ytterligare några danska *Nodularia*-lokaler angivna: Anholt Knobb, Schultz's Grund, St. Belt udf. Knudshoved, Østersø udf. Rødvig. Med undantag för sista lokalen torde dessa sistnämnda uppgifter avse endast helt obetydliga fynd i kvantitativt hänseende. Av MAGNUS (1875) har samma algform likaledes iakttagits mellan Sporgö och Korsör i enstaka exemplar i vattenytan.

Från Öresund och svenska Västkusten finna vi hos AURIVILLIUS (1896) och CLEVE (1897) följande *Nodularia*-lokaler antecknade: Kalkgrundet (Öresund), *Nodularian* särskilt riklig i juli; Rå (Sk.); Skagerrak, lat. 58° 13' N., long. 10° 58' Ö.; Väderö (Boh.), sparsamt i april, juli och augusti; Gullmarsfjorden, slutet av september och oktober, sparsam; Måseskär, augusti, sparsam. Ännu ett par Västkustlokaler för algen i fråga finna vi hos NORDSTEDT (1897): Lomma (NORDSTEDT), Båstad (C. AGARDH), Bohuslän, sine loco (ARESCH., exs. n:r 193).

Huruvida i något av dessa sistnämnda fall frekvensen varit så riklig, att en vegetationsfärgning kommit till stånd, kan av de meddelade uppgifterna ej avgöras. Vad särskilt Öresund beträffar, äro spridda *Nodularia*-exemplar en helt vanlig före-

teelse i planktonproven därifrån, särskilt under månaderna augusti och september. Till vegetationsfärgningar torde det dock mera sällan komma.

En utförlig beskrivning över en *Nodularia*-färgning vid norska kusten lämnas av A. BOECK (1859), som vid ett uppehåll i Egvaag i närheten av Farsund 1858 hade tillfälle iakttaga en storartad högproduktion av denna alg¹, vilken såsom »en skidden, graaliggrön Masse der i lange Taver, lig oppillet Taugverk flöd om i Vandfladen». De kringflytande algmassorna drogo sig sedermera längre in i fjordarna och samlade sig där i sådana massor, att de t. o. m. blevo till stort men för fisket därstädes. *Nodularia*-vegetationen torde på detta ställe haft en synnerligen vidsträckt utbredning både längs kusten och flera mil ut till havs. »Den omtales at være seet saavel ved Hitterö som længere henimod Egersund. Ikke heller paa den anden Side af Næsset (Lindesnäs) manglede den.» Samtidigt iakttogs ett liknande massuppträdande av samma alg även på annat håll, i Kragerö, i Kristianiafjorden samt vid svenska kusten. I Bugönæs, Finmarken, har samma alg iakttagits av FOSLIE (W. & N., nr 1344).

Från franska kusten, Deauville, Calvados, beskrives av FARLOW (1877), BORNET och THURET (1880) likaledes en periodiskt inträdande, marin vattenblomning av *Nodularia litorea* (= *Nod. spumigena*), som därstädes uppträdde i sådan myckenhet, att den vid sin likaledes periodvis inträffande sönderdelning vid värme och lågvatten blev till en verklig plåga för befolkningen i trakten.

Hos BORNET och FLAHAULT (1886—88) finna vi om samma alg följande biologiska uppgifter: »Le *Nodularia spumigena* est une des espèces qui forment des fleurs d'eau, soit seules, soit en mélange avec d'autres Algues. HOFMAN BANG l'a récoltée dans cet état à Hofmangave, SUHR à Schleswig etc., et M. F. SCHMITZ vient de l'observer en immense quantité dans le golfe de Greifswald. Dans les parties abritées du golfe les couches supérieures de l'eau étaient entièrement vertes. La plante n'était pas moins abondante dans le Ryck, petite rivière qui se jette dans le golfe, depuis son embouchure jusqu'à Greifswald, sur une distance de trois quarts de lieue.»

Slutligen träffa vi hos FRANCIS (1878) uppgifter om en liknande riklig *Nodularia spumigena*-blomning från mynningen av Murray-floden i Australien.

2. *Aphanizomenon flos aquæ* (L.) RALFS.

Aphanizomenon flos aquæ betecknas i regel som en sötvattensform och beskrives som sådan av LINNÉ redan 1737 i »Flora Lapponica». I LINNÉS senare utgivna »Species plantarum» återfinnes den igen under namn av *Byssus Flos aquæ* med bl. a. följande biologiska data: »Habitat in Mari et omnia aqua, prima æstate, nocte descendit parum, die natat fere». Sedermera finna vi den av C. AGARDH (1810) upptagen under namn av *Oscillatoria Flos aquæ*. Om dess förekomst säger AGARDH: »Aquæ stagnanti innatat æstate», och i Spec. Alg. (1824) om samma alg: »In super-

¹ Av BOECK beskriven under namn av *Conferva pelagica* (WILLE 1904).

ficie aquæ quietæ». Från dessa bildningsplatser i sötvatten föres algen sedermera ut till havs, där den sedan längre eller kortare tid fortsätter att vegetera. Möjligen kan emellertid under vissa omständigheter en fortsatt produktion äga rum även i det svagt salta Östersjövattnet. Se härom vidare nedan.

AV AURIVILLIUS (1896) uppgives algen i fråga förekomma över hela Östersjöområdet ända upp i nordligaste delen av Bottniska viken, således i vatten med en salthalt, varierande mellan 0—12 ‰.

Från Sydostbrotten, S. om Umeå, 63° 20' N. beskrives *Aphanizomenon* som karaktärsform av CLEVE (1897). År 1895 inföll dess högproduktion under tiden 22 juli—14 september, följande år däremot något senare, 24 aug.—23 sept. Vid Grundkallen (60° 30' N.) förekom *Aphanizomenon flos aquæ* somrarna igenom åren 1895—96. Vid Kopparstenarna N. om Gotland anträffades en liknande *Aphanizomenon*-blomning i stor riklighet samma år och under samma årstid.

Från Finska viken känna vi vegetationsfärgningar av denna art genom GOBIS, ELFVINGS och LEVANDERS arbeten. GOBI (1878) beskriver sålunda från Udrias en vattenblomning av *Aphanizomenon flos aquæ* och *Rivularia flos aquæ*. Sistnämnda art uppträder vegetationsfärgande även inom sötvatten, varifrån den under namn av *Riv. fluitans* beskrivits av COHN (1878). Vid Åbo och Helsingfors finner man enligt ELFVING (1895) och LEVANDER (1900) *Aphanizomenon* mycket talrik under den isfria årstiden. Redan i början av maj (1892) erhöles vid Sveaborg massvis med *Aphanizomenon*-knippen. Jfr. härtill också HÄYRÉNS ovan citerade *Aphanizomenon*-fynd.

AV CLEVE (1896) betecknas *Aphanizomenon*-planktonet som särskilt typiskt för södra Östersjön. CLEVES fynd av denna art härröra från havet öster och väster om Bornholm.

MAGNUS (1873) fann *Aphanizomenon*-blomning vid Sandhammarn samt i Kuri-sches und Frisches Haff, på de båda sistnämnda ställena tillsammans med *Anabaena*-sp. Från Danziger Bucht omtalas vattenblomningar av denna alg, dels ensam, dels tillsammans med *Nodularia spumigena* även av LAKOWITZ (1907). Längre västerut, i Stettiner Haff, ha massuppträdande, vegetationsfärgande blågröna alger, huvudsakligen *Aphanizomenon*, påträffats av COHN (1863).

HENSENS (1887) uppgifter om denna alg från västra Östersjön ha redan omnämnts. I ett senare arbete av samma författare (1893) över planktonet i östra delen av Östersjön lämnas utförliga meddelanden bl. a. om *Aphanizomenon*-vegetationen i Stettiner Haff. Genom tillsättning av pikrin-svavelsyra lyckades HENSEN få *Aphanizomenon*-trådarna att sönderfalla i enkla, fria celler och kunde på så sätt genom räkning fastställa cellantalet på viss mängd vatten. Cellantalet uppgives till 3,5 billioner pr 10 kbm., således en frekvens av 350 millioner celler på 1 liter vatten. Vid Fehmern uppgick frekvensen för samma alg till 3 460 000 celler pr 10 kbm. vatten (= 346 pr liter). »Es wurden also 10 ccm Haffwasser genügt haben um die 10 cbm Wasser der westlichen Ostsee in der gefundenen Weise zu füllen.»

I likhet med HENSEN betecknar SCHMIDT arten i fråga som en »vandblomst-dannande Planktonart, hemmehörende i Ferskvand», samt nämner åtskilliga dylika sötvattenslokaler (l. c. p. 376). Av marina *Aphanizomenon*-fynd anföras följande: »Østersøen, syd for Lolland (ROSENVINGE), Gjedser (SCHMIDT), ved Møen, omkring Bornholm (ROSENVINGE). Storebælt: Nyborg samt ved Langeland (OSTENFELD). Øresund: Hellebæk (SCHMIDT). — I OSTENFELDS (1913) planktontabeller finna vi ytterligare tre danska *Aphanizomenon*-lokaler: Anholt Knob, St. Belt utanför Knudshoved samt Rødvig vid Östersjön. På de båda första lokalerna var frekvensen minimal, på den sista något rikligare. Maximum inträffade 1900—1901 i juli månad.

Slutligen föreligga hos AURIVILLIUS och CLEVE (1897) uppgifter om *Aphanizomenon*-fynd från Kalkgrundet och Rå (Öresund).

3. Andra vattenfärgande planktonformer inom de nordiska haven.

Anabæna baltica och de särskilt i Helsingforstrakten vanliga vegetationsfärgande högproduktionerna av denna art i förening med *Nodularia* och *Aphanizomenon* ha redan förut omtalats. Från Finland beskrives av HÄYRÉN (1921 c.) vidare en av *Oscillatoria Agardhii* GOM. och *Anabæna spiroides* KLEB. i Tölövikén (Helsingfors), en med saltsjön genom ett smalt inlopp sammanhängande vik av över 1 km. längd, med bräckt, i betydande grad förorenat vatten, förorsakad blå- eller grågrön vegetationsfärgning. Samma fenomen har förut iakttagits och beskrivits av LEVANDER (Luonon Ystävä, 12, 1908). Utom Tölövikén äro vegetationsfärgningar av *Oscil. Agardhii* i denna trakt under hög- och sensommaren och även på hösten kända från Djurgårds- och Kaisaniemivikarna samt Brobergshamnen.

Av samma författare (1921 a) omtalas vidare en vegetationsfärgning av *Brachiomonas submarina* BLN. jämte *Chlamydomonas* sp., båda ymnigt förekommande i en liten, knappt 2 dm. djup bergsputt med förorenat vatten. *Brachiomonas* torde enligt HÄYRÉN vara ganska vanlig i dylika förorenade bräckvattensamlingar vid finska kusten. Även i Norge vid Tromsö och i vårt land i Stockholmstrakten har denna alg iakttagits under liknande ekologiska betingelser (BOHLIN 1897).

En av *Chlamydomonas* sp. förorsakad färgning i trakten av Drumsö i Helsingfors skärgård är ävenledes iakttagen av I. VÄLIKANGAS (HÄYRÉN, 1921 b).

I sammanhang härmed må även omnämnas en av *Peridinium Malmogiense* förorsakad vegetationsfärgning i en liten näringsrik saltvattendamm i Malmö förlidet år (SJÖSTEDT, 1921 a). Högproduktionen inträffade under tiden mars—april. Vattnet visade sig vid denna tid brunt till färgen. Individantalet utgjorde vid maximalproduktionen i början av mars c:a 8000 celler pr kbcm.

Slutligen må nämnas en av THÉEL (1907) vid Bohuslänskusten iakttagen massproduktion av *Noctiluca miliaris* SURR, som »under några dagar uppträdde i så oerhörda massor, att de, uppkastade på stränderna, där bildade ett tjockt, slemmigt, lysande lager». Samme författare omtalar även ett par andra högproduktioner, dels av en Spatangidlary, sannolikt *Echinocardium cordatum*, dels av en Copepod,

sannolikt *Anomalocera Patersoni*, vilken senare förekom så talrikt, att vattnet starkt grönfärgades därav.

Enligt TIMM (1903) är en annan Copepod, *Eurytemora affinis* orsak till en liknande, i mjölkvitt stötande vattenfärgning i nedre Elbe.

III. Ökologiska synpunkter.

Salthalt och näringsförhållande och dessa faktörers inflytande på den regionala fördelningen.

Sammanfatta vi, vad som av ovan sammanställda litteraturuppgifter framkommit med hänsyn till *Nodularia spumigena* och dess utbredningsförhållande, finna vi, att denna alg ingenstades förekommer i sådan riklighet som just i Östersjön. Inom detta område är den allmänt utbredd från Bottniska Viken längst i norr och sedan mot söder, i Ålands Hav, Finska Viken, vid Gotlandskusten i oerhörd mängd, vid skånska östkusten, i södra Östersjön, i all synnerhet i Danziger Bucht, Greifswalderbukten, vid Bornholm och trakten däromkring, i Öresund, Stora och Lilla Belt och många andra ställen vid danska kusten, särskilt rikligt i Odensefjord vid Hofmangave på Fyen, i Limfjorden på flera ställen i bukter och vikar, vid Skånekusten, svenska Västkusten, Väderö, Gullmarsfjorden, Skagerrak, på sistnämnda ställen liksom i Öresund dock mera sporadiskt. Vidare är *Nodularia* känd från norska och franska kusterna samt slutligen även från Australien, från Murrayflodens mynning. Dessutom föreligga också åtskilliga uppgifter om *Nodularia*-fynd i sötvatten. Se härom BORNET et FLAHAULT, 1886—88, p. 246—247, LEMMERMANN, 1907, p. 174.

Aphanizomenon flos aquæ, den andra av de för Östersjön särskilt karakteristiska vegetationsfärgande planktonformerna, finna vi likaledes utbredd över hela Östersjöområdet. Alldeles särskilt riklig synes den vara i de helt eller nära nog helt söta Kurisches och Frisches Haff. Även i Stettiner Haff med dess endast svagt salta vatten är arten i fråga oerhört talrik och synes där liksom i övriga grunda Östersjövikarna vara en årligen regelbundet återkommande företeelse. Även från Finska Viken och Bottniska Viken längst i norr föreligga uppgifter om rikliga *Aphanizomenon*-blomningar.

AV BORNET & FLAHAULT (1886—88), SCHMIDT (1899), HENSEN (1893) m. fl. anses *Aphanizomenon flos aquæ* som ren sötvattenform, utan möjlighet till produktion i havet. Beträffande dess marina utbredning och betingelserna därför säger HENSEN (l. c.) bl. a.: »Für eine Vergleichung der Fänge unter sich empfiehlt es sich, die Menge pro Flächeneinheit zum Ausgangspunkt zu nehmen, weil sich die Pflanzen im ganzen mehr an der Oberfläche halten. Von Arkona habe ich nicht die Anzahl der Zellen bestimmt, sie war hier übrigens nicht bedeutend. Als Mittel für die 10 übrigen Stationen ergibt sich 3955 Millionen, im Haff (Stettiner H.) kamen 8115

mal mehr Zellen vor. Nach früherem heisst diess also, dass die *Limnochlide* (*Aphanizomenon fl. a.*) im Salzwasser nicht mehr gedeiht, sondern höchstens nur vegetiert.»

Ej heller anser den citerade författaren algen i fråga vara att uppfatta som bräckvattenform (jfr. CLEVE, 1897), även om den i västra Östersjön vid vissa årtider är rätt allmän. »Ihre Menge ist 1.000.000 mal geringer als im Haff, ihre Zengungsfähigkeit muss daher als im Salzwasser erloschen betrachtet werden, ihre Zellen teilen sich wohl kaum mehr, sie gehört daher in Wirklichkeit diesem Gebiet nicht mehr an, sondern ist nur hineingeschwemt oder verschleppt.»

I HENSENS talrika tabeller över företagna kvantitativa undersökningar i Östersjön finna vi beträffande *Aphanizomenon* och *Nodularia* följande frekvensvärden:¹

TABELL 3.

| | <i>Aphanizomenon</i> | <i>Nodularia</i> | <i>Oscillarier</i> (huvudsakligen <i>Nodularia</i>) |
|--------------------------------------|----------------------|------------------|--|
| Fehmarn | 64.000 | 361.030 | — |
| Gjedser | Ziendl. viele | 333.600 | — |
| Arcona | 820.000 | —→ | 75.870 |
| Bornholm | 1.066.660 | — | 15.857 |
| Öland | 12.920.000 | — | 23.004 |
| Scholpin (Stolpe) | 6.139.708 | — | 29.600 |
| Gotland (Hoborg-Bank, SW.-Kante) ... | 46.863.000 | — | 278.075 |
| Rixhöft | 4.036.150 | — | 17.063 |
| Mitte d. Hoborg-Bk. | 37.013.000 | — | 70.028 |
| Tiefe | 8.900.000 | 23 191 | — |
| Die Tiefe | 7.317.288 | — | 24.582 |
| Brüsterort S. | 845.212 | — | 1.414 |
| Brüsterort SSW. | 1.233.212 | — | 22.540 |
| Polangen | 30.900.000 | — | 384.939 |
| Stettiner Haff .. | 9.653.000.000 | — | — |

Vi se härav, att de rikligaste *Aphanizomenon*-fynden i Östersjön gjordes i Stettiner Haff, vid Gotland, Hoborgbank, vid Polangen samt vid Öland.

Av siffrorna frappera särskilt de gotländska och öländska. På grund av den stora frekvensen, 46.860 (Gtl.) resp. 12.920 (Öld.) trådar pr liter vatten, kan man,

¹ Siffrorna angiva antal trådar pr kbm. vatten.

synes det mig, knappast antaga, att denna rikliga *Aphanizomenon*-vegetation med ström och vind kunnat komma ditdrivande särskilt långväga ifrån. De stundom rent av oerhörda *Aphanizomenon*- och *Nodularia*-massor, som faktiskt förekomma i dessa trakter, särskilt vid Gotlandskusten, kunna omöjligt vara av främmande ursprung utan måste nödvändigtvis betraktas som mer eller mindre lokala bildningar. Vattnets marina karaktär är här emellertid otvivelaktig. Denna rikliga *Aphanizomenon*-förekomst mitt ute i Östersjön vid Gotland, Hoborgsbank och Öland synes mig på grund härav, även om algen i fråga måste anses ha sin huvudsakliga utbredning inom sötvattnet, tydligt ge vid handen möjligheten av en under vissa omständigheter fortsatt utveckling och produktion av denna Schizophycé även under marina betingelser, i varje fall i det endast svagt salta Östersjövattnet.

Till skillnad från *Aphanizomenon* är *Nodularia spumigena* enligt HENSEN (l. c.) att betrakta som en ursprungligen fastsittande och först sedermera planktonisk marin form. Av ovan sammanställda lokaluppgifter synes också framgå, att arten eller i varje fall vegetationsfärgningar därav saknas i de från havet nära nog helt avstängda Kurisches och Frisches Haff, enligt HENSEN även i Stettiner Haff. I den utåt öppna Danziger Bucht äro däremot enligt REINKE och LAKOWITZ *Nodularia*-blomningar mycket allmänna. Utom i Östersjön har *Nodularia spumigena* som nämnt dessutom träffats även i Kattegat, Skagerrak, vid norska och franska kusten, där man alltså kan antaga en salthalt av åtminstone ett par procent. Å andra sidan föreligga emellertid från Mellaneuropa också åtskilliga uppgifter om *Nodularia*-förekomst även i sötvatten.

På grund av denna skiftande förekomst av arten i fråga, å ena sidan i havet, å andra sidan under typiskt limniska förutsättningar, synes det mig kunna ifrågasättas, huruvida det beträffande denna art, liksom i fråga om *Aphanizomenon flos aquæ*, verkligen är salthalten i det omgivande mediet, som är bestämmande för dessa algers utbredning. Även om *Aphanizomenon* i stort sett har sitt egentliga utbredningsområde inom sötvattnet och *Nodularia* inom salt- resp. bräckvattenområdet, har det ju dock visat sig, att båda formerna mycket väl kunna uthärda ett medium av annan beskaffenhet, den förra salt, den senare sött vatten. Möjligen skulle man kunna antaga andra faktorer med ännu större inflytande på dessa båda arters utbredningsförhållande än just salthalten, nämligen näringsförhållandena i det omgivande mediet, möjligen också kalkhalten. Att ljus- och temperaturförhållandena härvidlag likaledes äro av mera underordnad betydelse torde vara ganska säkert.

För en dylik näringsbiologisk uppfattning talar också den omständigheten, att övriga, ovan omtalade marina vegetationsfärgningar från Östersjöområdet, vegetationsfärgningar av *Chlamydomonas*, *Brachiomonas*, *Peridinium*, *Anabæna baltica*, *Oscillatoria Agardhii*, samtliga förekomma i näringsrika, mer eller mindre förorenade vatten. Beträffande särskilt de ovan citerade finska vegetationsfärgningarna framhålles också föroreningsfaktorernas betydelse mycket tydligt av HÄYRÉN (l. c.). I samma

riktning tala också alla erfarenheter från det limniska området. Varje typisk planktonfärgning kan betraktas som *indikator på näringsrikt vatten* (NAUMANN, 1922).

* * *

Innan vi emellertid vidare ingå på de näringsfysiologiska betingelserna, må ytterligare några exempel på andra marina organismer, för vilka salthalten synes vara av mera underordnad betydelse med hänsyn till samma organismers regionala fördelning, nämnas.

Vi ha då först *Enteromorpha intestinalis*. Liksom *Nodularia spumigena* torde *Enteromorpha intestinalis* vara att anse som i huvudsak marin men i stånd att utvärda stor variation i fråga om salthalt. Denna alg förekommer nämligen ej blott i havet utan även i fullkomligt sött vatten. Jfr. AGARDH, 1882, DE-TONI, 1889.

Samma förhållande finna vi beträffande *Ent. prolifera*. Även denna art träffas ej endast i saltvatten, där den dock egentligen hör hemma — om dess marina utbredning se DE-TONI, l. c. — utan även långt från havet, i sjöar, bäckar och andra sötvattensamlingar. Redan den ursprungligen beskrivna *Ulva prolifera* (MÜLLER, Flora Danica, Tab. 763 fig. 1) härrör från sötvatten. Vidare ha sötvattensformer av denna art av AGARDH (1882) och SIMMONS (1898) iakttagits bl. a. i Skåne, av LYNGBYE (1819) i en fjällbäck på Färöarna, av ANDERSON och KELSEY (1891) i övre Missouri, av BOHLIN (1901) i en subalpin bäck på Azorerna, 300 m. över havet.

Som ett ytterligare exempel på dylik förekomst av *Enteromorpha* på icke-marin lokal må även nämnas ett fynd av *Ent. crinita* (ROTH) J. AG. i Varbergstrakten, i ett par mycket djupa, alltid vattenfyllda bergbrott, omkring en halv km. från havet. *Enteromorphan* i fråga jämte vattenprov ha godhetsfullt tillställts mig av Dr. D. E. HYLMO, Varberg. Vattnet undersöktes och befanns sött. *Enteromorpha*-exemplaren visade sig emellertid i alla hänseenden fullt normalt utvecklade och väl överensstämmande med den vanliga, marina formen. Inblandade i *Enteromorpha*-trådarna förekommo också talrika sötvattendjur såsom *Sinocephalus vetulus* SCHROEDER, *Acellus aquaticus*, *Corixa*-sp. m. fl.

I detta sammanhang må som exempel på vissa andra, lägre växters stundom rent av fenomenala förmåga av anpassning till saltvatten även nämnas ESCHENHAGENS (1899) svampodlingar i NaCl-lösningar av ända till 17 à 18 %, STANGES (1892) fynd av en *Chlamydomonas marina* i livlig utveckling i salinvatten, vars koncentration genom avdunstning stegrats från 9,4 till 17,8 %, vidare också DREWS (1895) odlingar av havsalger i högkoncentrerade lösningar: *Enteromorpha* i 7,5 %, *Ulva* i 6,5 %, *Chaetomorpha* i 4 %, *Cladophora* i 2 %, *Spirogyra* i 1 %, samt *Melosira* i ej mindre än 9 %, motsvarande ett osmotiskt tryck av 52 atmosfärer.

Ej heller saknas exempel på alger, som från sötvatten utvandrat i havet. Hit höra bl. a. *Cladophora fracta* och *glomerata* (SJÖSTEDT, 1920). Om liknande fynd av i havet utvandrat sötvattenfytoplankton hänvisas till LEMMERMANNNS utförliga meddelande därom (Arch. f. Hydrob. u. Planktonk. I).

Även inom den marina faunan finna vi åtskilliga exempel på dylika, med hänsyn till saliniteten i hög grad anpassningsdugliga former.

Bl. a. har KRAEPELIN (1886) visat, att vissa marina djurformer, *Pleuronectus flesus*, *Palæmon squilla*, *Mysis vulgaris* och *Cordylophora lacustris*, gå långt upp i Elbe, ända upp till Hamburg.

Synnerligen intressanta uppgifter i detta hänseende lämnas vidare av DAHL (1893). Enligt de undersökningar, som denne författare företagit, gå följande åtta former ända upp till Hamburg, alltså i nära nog helt sött vatten.

| | |
|----------------------------|---------------------------------|
| <i>Pleuronectes flesus</i> | <i>Eurytemora affinis</i> |
| <i>Palæmon squilla</i> | <i>Tachidius discipes</i> |
| <i>Mysis vulgaris</i> | <i>Ectinosoma melaniceps</i> |
| <i>Gammarus locusta</i> | <i>Cordylophora lacustris</i> . |

Även *Crangon vulgare* når under större delen av året ända upp till Hamburg. Under sensommaren tränges den emellertid längre ned i floden, dock ej förbi Glückstadt. Mellan Glückstadt och Hamburg går även utbredningsgränsen för *Bathyporeia pilosa*.

Beträffande *Crangon vulgare* gjorde DAHL vidare den högst intressanta iakttagelsen, att denna typiskt marina form i Elbemyningen blir betydligt större än i Östersjöns saltare vatten. I Östersjön når djuret i fråga en längd av 5,6 cm., i Unterelbe 7,5 cm. och blir samtidigt därmed också tjockare och kraftigare i övriga hänseenden. Att den minskade salthalten omöjligt kan vara orsak till denna ökade storlekstillväxt, torde utan vidare vara klart.

Ungefär liknande var också förhållandet med *Bathyporeia pilosa*, som på vissa, i näringsbiologiskt hänseende tydligen särskilt gynnsamma lokaler anträffades i oerhörda massor med ända till över 800 individ pr kvm. Likaledes är *Corophium longicorne* synnerligen vanlig inom det av DAHL undersökta Elbeområdet. Följande från DAHLS ovan citerade arbete hämtade kvantitativa undersökningsprotokoll är i detta hänseende mycket belysande.

| | | |
|------------|-----|-----------------------------|
| På 1 kvm.: | 232 | <i>Rissoa Ulvæ</i> |
| | 296 | <i>Tellina baltica</i> |
| | 3,5 | <i>Mya arenaria</i> |
| | 380 | <i>Corophium longicorne</i> |
| | 840 | <i>Bathyporeia pilosa</i> |
| | 1 | <i>Arenicola marina</i> |
| | 2 | <i>Nereis diversicolor</i> |
| | 8 | <i>Clitellio ater</i> |

S:a 1762 djur.

Att det här är botten och det omgivande mediets näringsrikedom, som måste betraktas som direkt orsak till den visserligen icke kvalitativt men däremot kvantitativt synnerligen rika faunan på lokalen i fråga synes mig vara otvivelaktigt

Det framgår härav tydligt, att för ifrågavarande djurformer salthalten och variationerna däri äro av mera underordnad betydelse. De näringsbiologiska betingelserna bli i stället utslagsgivande.

För riktigheten av en dylik uppfattning talar även några av mig utförda kulturförsök med *Daphnia magna* (SJÖSTEDT, 1921 b). Denna art har enligt uppgifter av LILJEBORG (1900) stundom iakttagits i strandpölar med svagt salt vatten. Själv har jag funnit den i Malmö, likaledes i svagt salt vatten, och slutligen har arten i fråga av Docenten E. NAUMANN¹ odlats i vanligt Öresundsvatten av omkring 1 % salthalt. *Daphnia magna*, som ju eljes är en typisk sötvattenform, visar sålunda en tydlig anpassningsförmåga i salinitetshänseende. Av andra experiment med samma *Daphnia* visade sig däremot en betydligt större avhängighet med hänsyn till koncentrationen av i omgivande mediet förefintlig löst organisk substans föreligga. Produktionen visade sig till en viss punkt direkt proportionell med koncentrationen, men började, sedan denna punkt överskridits, hastigt avtaga och upphörde snart fullständigt på grund av den allt för stora anrikningen av ifrågavarande, i mediet lösta ämnen.

Vid försöken användes vanligt vattenledningsvatten, till vilket sattes fågelgödsel i olika mängd. Produktionsmaximum inträffade vid en koncentration av 2,5 ‰. Mamimalkoncentrationen syntes ligga vid 7 ‰, varutöver Daphnierna ej kunde gå. Redan vid 5 ‰ visade sig emellertid produktionsmöjligheterna vara slut. Det må emellertid härtill anmärkas, att ovan anförda siffror, 2,5, 7 och 5 ‰, representera icke mängden lösta ämnen på ifrågavarande vattenmängd utan den till samma mängd vatten satta volymen fågelgödsel. Mängden av i vätskan löst organisk substans var givetvis avsevärt mindre.

Vi se härav tydligt, att för ifrågavarande *Daphnia* känsligheten för en ändring i mediets näringsfysiologiska beskaffenhet betydligt överstiger känsligheten för inverkan av saltvatten. De utförda experimenten visa vidare ifrågavarande planktonforms direkta beroende av de miljökemiska faktorerna, särskilt de i mediet lösta kväve- och fosforföreningarna samt produktionsstorlekens direkta avhängighet därav.

Liknande experiment ha med vissa modifikationer även utförts med havs-alger, bl. a. *Enteromorpha*-arter. Resultatet har i huvudsak även blivit detsamma. Saliniteten i mediet kunde utan menlig inverkan på försöksväxterna stegras till det 5 à 6-dubbla av normal koncentration. Känsligheten i näringsfysiologiskt hänseende visade sig däremot mångdubbelt större. I jämförelse med *Daphnia magna* äro *Enteromorpha*-arterna dock avsevärt mindre trofofila. Experimenten äro ännu icke avslutade och komma att bli föremål för utförligare omnämmande först längre fram.

Näringshaltens i hög grad produktionsstegrande inverkan på vissa *Enteromorpha*-arter framgår också mycket tydligt av bifogade fig. 3. Bilden visar *Enteromorpha*-vegetationen i den s. k. Turbindammen i Malmö. Dammen i fråga har under åtskilliga år tjänstgjort som avstjälpningsplats för avfallsprodukter av varje-handa slag från staden. Vattnet är salt och på grund av urlakning av de synner-

¹ Enligt privat meddelande.

ligen näringsrika omgivningarna i hög grad eutroft. Vegetationen utgöres av *Enteromorpha intestinatis*, som här når en alldeles enastående utveckling i kvantitativt hänseende.

Redan i mitten eller slutet av maj är dammen i sin helhet bokstavligen fylld av halvmeterlånga, frodiga *Enteromorpha*-exemplar, vilka senare, vanligen i juni, lossna från botten och samla sig till ett mäktigt skikt ovan dammens hela yta



Fig. 3.

Enteromorpha-vegetationen i Turbindammen i Malmö. Bilden visar en liten del av dammen. Jfr. vidare texten.

(fig. 3). En annan, strax i närheten liggande damm utan tillförsel av avfallsprodukter visar däremot i jämförelse med den förut nämnda en helt obetydlig algvegetation. Den rikliga *Enteromorpha*-produktionen i Turbindammen torde därför utan vidare kunna tillskrivas den starka näringsanrikningen i vattnet därstädes.

IV. Allmänna slutsatser.

Vi ha sålunda av föregående utredning sett, hurusom för ett stort antal marina organismer, både växter och djur, de näringsbiologiska betingelserna äro utslagsgivande med hänsyn till dessa organismers regionala fördelning. Även en ganska avsevärd ändring i det omgivande mediets salthalt synes, åtminstone inom vissa gränser, i jämförelse med de allmänna näringsförhållandena därvid vara av mera

underordnad betydelse. Vattnets beskaffenhet i näringsfysiologiskt hänseende, särskilt dess halt av lösta organiska kväve- och fosforrika ämnen, eller med andra ord vattnets renhetsgrad synes sålunda liksom inom limniska området (NAUMANN, 1921) i huvudsak bli bestämmande för de marina organismernas utbredning i allmänhet.

Vad särskilt havsalgerna beträffar verkar ett dylikt näringsrikt vatten för vissa grupper i hög grad gynnsamt både i kvantitativt och kvalitativt hänseende. Särskilt gäller detta Schizophycéer och i stort sett även Chlorophycéer. För de flesta marina alger, i all synnerhet de röda, i mindre grad de bruna, synes däremot ett näringsrikt vatten verka i allra högsta grad ogynnsamt. Dessa alger äro i allmänhet fysiologiskt icke inställda på en dylik näringsrik miljö utan fordra för sin existens ett medium av annan beskaffenhet i näringsfysiologiskt hänseende.

Vad särskilt den ovan behandlade, rika baltiska Schizophycévegetationen beträffar torde denna otvivelaktigt vara att härleda ur det baltiska vattnets allmänna näringsrikedom. Att Schizophycévegetationen i västra Östersjön efter hand avtar mer och mer och snart alldeles försvinner, torde säkerligen icke bero på den ökade salthalten. Algernas i fråga existens inom detta område och deras fullt normala beskaffenhet visar ju, att salthalten i och för sig icke lägger direkt hinder i vägen för deras fortlevnad. Att vattenblomningarna i fråga där upphöra, torde i stället bero på den efter hand inträdande minskningen i vattnets näringshalt.

Det baltiska vattnets näringsrikedom sammanhänger mycket nära med Östersjöns egenskap av innanhav. Genom floder och åar, genom utsipprande grundvatten tillføres Östersjön stora mängder organisk och oorganisk substans. Härtill kommer vidare rikliga mängder avfallsvatten och avfallsprodukter av olika slag, som från städer, industrianläggningar o. d. oupphörligt ledas ut i havet. Det torde vara ganska säkert, att en näringsanrikning i dylik utsträckning ej enbart kan vara av lokal betydelse utan även måste äga stort inflytande på Östersjövattnet i dess helhet och därmed även sätta sin prägel på hela såväl florans som faunas inom området i fråga.

Eine Vegetationsfärbung von *Nodularia spumigena* im Öresund nebst ökologischer Übersicht der übrigen baltischen Planktonfärbungen.

Zusammenfassung.

Bei einer Exkursion im Öresund d. 18. Sept. 1921 wurde zwischen der Insel Hven und der schonischen Küste eine Vegetationsfärbung von *Nodularia spumigena* MERT. verursacht, beobachtet.

Die vegetationsfärbende Algenform lag am reichlichsten gesammelt im Oberflächenwasser vor. Eine Produktionsrechnung vermittelt einer 1-ccm-Kammer (R. KOLKOWITZ') gab hier zu Resultat 13.300 ± 200 Fäden pro 1000 ccm. Meereswasser. Die Anzahl von Zellen in jedem Faden war durchschnittlich 300. Die Anzahl der Algenzellen pro l. Meereswasser betrug also in dieser oberen Schicht 3.990.000.

Bei betreffender Gelegenheit herrschte ein starker, nordwärts gehender Strom (Tab. 2), der in der Oberfläche des Wassers mit einer Geschwindigkeit von 2.709 m. pro Stunde (0,75 m./sek.) lief. Salzgehalt und Temperatur des Wassers gehen aus Tab. 1 hervor.

Die Wasserfärbung schien die ganze Meeresstrasse zwischen Hven und der schonischen Küste aufzunehmen und wurde von Bäckvik (Hven) und weiter südwärts über einem Gebiet von wenigstens zwei Distanzminuten in der Länge beobachtet. Entstehender Wind und das davon bedingte Schwinden der Vegetationsfärbung machte eine weitere Erforschung der Verbreitung des Phänomenes unmöglich.

Im Anschluss der Beschreibung dieser *Nodularia*-Färbung wird eine Übersicht über alle bisher bekannten, in wasserfärbender Menge auftretenden marinen Algen des Ostseegebietes gegeben. Aus dieser Zusammenstellung und den darin gegebenen biologischen Angaben geht hervor, dass für das Auftreten und die Verbreitung der fraglichen Planktonorganismen nicht so sehr der grössere oder geringere Salzgehalt sondern vor allen Dingen der *Nahrungsgehalt des umgebenden Mediums* entscheidend ist.

Dieses scheint auch einer grossen Anzahl von anderen marinen Organismen, sowohl Pflanzen als Tieren, bezüglich der Verbreitung dieser Meeresorganismen zu

gelten. *Auch eine ganz beträchtliche Abänderung des Salzgehalts des Mediums scheint, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, in Vergleich mit den allgemeinen Nahrungsverhältnissen dabei von mehr untergeordneter Bedeutung zu sein.* Die Beschaffenheit des Wassers in nahrungsphysiologischer Hinsicht, und zwar dessen Gehalt von gelösten organischen stickstoff- und phosphorreichen Stoffen, oder mit anderen Worten, der Reinheitsgrad des Wassers scheint also für die Verbreitung im allgemeinen der marinen Organismen bestimmend zu sein. Was die Meeresalgen betrifft, bewirkt ein derartiges nahrungsreiches Wasser für gewisse Formen eine in hohem Grade lebhaftere Entwicklung sowohl in quantitativer als qualitativer Hinsicht. Ganz besonders gilt dies von den Schizophycéen und im grossen und ganzen auch den Chlorophycéen. Für die meisten marinen Algen aber, ganz besonders die Rhodophycéen, weniger die Phæophycéen, scheint dagegen ein nahrungsreiches Wasser im allerhöchstem Grade ungünstig zu wirken. Diese Algen sind im allgemeinen zu einem derartigen nahrungsreichen Milieu physiologisch nicht gestimmt, sondern fordern für ihre Existenz ein Medium von anderer Beschaffenheit in nahrungsphysiologischer Hinsicht.

Der Verf. erinnert an die Nahrungsbereicherung des Ostseewassers von Süssgewässern und Abwässern verschiedener Art, eine Nahrungsbereicherung, die sicherlich nicht nur von lokaler Bedeutung sein kann sondern auch einen grossen Einfluss auf das Ostseewasser im ganzen haben dürfte und damit auch sein Gepräge der ganzen Tier- und Pflanzenwelt des fraglichen Gebietes aufdrücken dürfte.

Malmö, januari 1922.



Citerad litteratur.

- AGARDH, C. A., Dispositio algarum sueciae. — Lundae 1810.
- , Systema algarum. — Lundae 1824.
- AGARDH, J. G., Till Algernas Systematik. VI. Ulvaceae. — Lunds Univ. Årsskr. T. XIX, 1882.
- ANDERSON, F. W. and KELSEY, F. D., Common and conspicuous Algae of Montana. — Bull. Torr. Bot. Club. 1891.
- APSTEIN, C., Plankton in Rügenschens Gewässern. — Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. N. F. B. 5. Abt. Kiel. 1891.
- AESCHOU, J. E., Algae Scandinavicae exsiccatae. Ser. II. Upsala 1861—79.
- AURIVILLIUS, C. W. S., Das Plankton des baltischen Meeres. — Bih. t. K. V. A. Handl. Bd 21. Afd. IV. Stockholm 1896.
- BOECK, A., Beskrivelse over en ny Conferve, Conf. pelagica. — Forhandl. Videnskabs-Selskabet i Christiania Aar 1859. Christiania 1860.
- BOHLIN, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. — Öfvers. af K. V. A. Förh. 1897. Stockholm 1898.
- , Étude sur la flore algologique d'eau douce des Açores. — Bih. t. K. V. A. Handl. Bd 27. III. Stockholm 1901.
- BORNET, ED. et FLAHAULT, CH., Revision des Nostocacées hétérocystées. — Ann. des Sciences naturelles. Ser. VII, Bot., tom III—V et VII. Paris 1886—88.
- BORNET, ED. et THURET, G., Notes algologiques. — Paris 1876—80.
- CLEVE, P. T., Planktonundersökningar. Vegetabiliskt plankton. — Bih. t. K. V. A. Handl. Bd 22. III. Stockholm 1896.
- , A Treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its Tributaries and on the periodical Changes of the Plankton of Skagerak. — Upsala 1897.
- COHN, F., Limnoclide flos aquae Kg., Wasserblüthe vom Haff. — Hedwigia, Bd 2. Dresden 1863.
- , Rivularia fluitans ad. int. — Hedwigia, Bd 17. Dresden 1878.
- DAHL, FR., Untersuchungen über die Thierwelt der Unter-Elbe. — Sechster Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel f. d. Jahre 1887—1891. Berlin 1893.
- DARESTE, C., Mémoire sur la Coloration de la mer de Chine. — Ann. d. sc. nat., Ser. 4, Bot., t. IX. Paris 1858.
- DE-TONI, J. BAPT., Sylloge Algarum hucusque cognitarum. I. — Patavii 1889.
- DREWS, P., Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Aussenmedium. — Diss. Güstrow 1895.
- EHRENBERG, C. G., Neue Beobachtungen über blutartige Erscheinungen in Aegypten, Arabien und Sibirien, nebst einer Uebersicht und Kritik der früher bekannten. — Annalen der Physik und Chemie v. J. C. POGGENDORFF. Leipzig 1830.
- ELFVING, FR., Anteckningar om Finlands Nostochaceae heterocysteeae. — Medd. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. H. 21. 1895.
- ESCHENHAGEN, Über den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen. — Stolp 1889.

- FALKENBERG, P., Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. — Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd 1. Berlin 1879.
- FARLOW, W. G., Marine Algae of New England and adjacent Coast. — Rep. of U. S. Fish Commission for 1879.
- FEDDERSEN, A., Søens Blomstring. — Fiskeritidende. Kjøbenhavn 1889.
- FRANCIS, G., Poisonous Australian Lakes. — Nature, vol. 18. London 1878.
- GOBI, CH., Über eine die Erscheinung der »Wasserblüte« im Meerwasser hervorrufoende Rivularia. — Hedwigia, Bd 17. Dresden 1878.
- , Nachtrag zu Gobi's Erscheinung der »Wasserblüte« im Meerwasser. — Ibid. 1878.
- HENSEN, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. — Fünfter Ber. d. Komm. z. wissensch. Unters. d. d. Meere in Kiel 1882—1886. Berlin 1887.
- , Das Plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs. — Sechster Ber. d. Komm. z. w. Unters. d. d. Meere in Kiel 1887—91. Berlin 1893.
- HÄYRÉN, E., Meddelanden om vegetationsfärgningar. — Medd. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. H. 47. Helsingfors 1921 (a).
- , Ett massupträdande af en Euglena-art, förorsakande vegetationsfärgning. — Ibid. H. 46. Helsingfors 1921 (b).
- , Studier öfver föroreningens inflytande på strändernas vegetation och flora i Helsingfors hamnområde. — Bidr. t. känned. om Finlands natur och folk. H. 80. Helsingfors 1921 (c).
- KIEBAHN, H., Gasvacuolen, ein Bestandteil der Zellen der wasserblütebildenden Phycochromaceen. — Flora, Bd 80. Marburg 1895.
- KOLKOWITZ, R., Schizomycetes. — Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, V: 1. Leipzig 1915.
- KRAEPELIN, K., Über die Fauna der Hamburger Wasserleitung. — Abh. aus dem Gebiete der Naturwissensch. v. naturw. Verein in Hamburg. Bd IX. Hamburg 1866.
- LAKOWITZ, Die Algenflora der Danziger Bucht. — Danzig 1907.
- LEMMERMANN, E., Über das Vorkommen von Süßwasserformen im Phytoplankton des Meeres. — Arch. f. Hydrobiologie und Planktonkunde, Bd I.
- , Algen. — Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, III. Leipzig 1907.
- LEVANDER, K. M., Über das Herbst- und Winterplankton im finnischen Meerbusen und in der Ålands-See 1898. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Bd 18. Helsingfors 1900.
- LILJEBORG, W., Cladocera Suaeciae. — Nov. Acta Acad. sc. Upsal., ser. III, vol. XIX, 1900.
- LINDSTRÖM, G., Bidrag till kännedomen om Östersjöns invertebrat-fauna. — Öfvers. af K. V. A. Förhandl., 12. Stockholm 1856.
- LINNÉ, C. v., Flora lapponica. — Amsterdami 1737.
- , Öländska och Gotländska Resa. — Stockholm och Upsala 1745.
- , Species plantarum. — Holmiae 1753.
- LYNGBYE, H. CHRIST., Tentamen Hydrophytologia Danicae. — Hafniae 1819.
- MAGNUS, P., Über die botanischen Ergebnisse der Expedition der Pommerania 1871. — Jahresh. d. Comm. z. wiss. Unters. d. d. Meere in Kiel 1871. — Berlin 1873.
- , Die botanischen Ergebnisse der Nordseefahrt 1872. — Ibid. Berlin 1875.
- MOLISCH, H., Die sogenannte Gasvakuole. — Bot. Zeit. 1903.
- , Die Purpurbakterien. — Jena 1907.
- MONTAGNE, C., Mémoire sur le Phénomène de la Coloration des Eaux de la Mer Rouge. — Ann. d. sc. nat., ser. 3, Bot., t. 2. Paris 1844.
- MÖBIUS, K., Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. — Berlin 1880.
- NAUMANN, E., Några synpunkter angående limnoplanktons ökologi med särskild hänsyn till fytoplankton. — Sv. Bot. Tidskrift 1919.
- , Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. — Lunds Univ. Årsskrift. N. F. II. Bd 17. Lund 1921.
- , Die Sestonfärbungen des Süßwassers. — Archiv für Hydrobiologie. Stuttgart 1922.
- NORDSTEDT, O., Sammanställning af de skandinaviska lokalerna för Myxophyceae hormogoniae. — Bot. Not. Lund 1897.
- OSTENFELD, C. H., De Danske Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. — Mém. de l'Acad. Royale

- des Sciences et d. Lettres de Danemark. 7^{me} sér., Sect. d. Sciences, t. IX, 2. København 1913.
- REINKE, J., Untersuchungen über den Pflanzenwuchs in der östlichen Ostsee, III. — Wissenschaftl. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F., Bd 4. Kiel 1900.
- ROEMER, F. A., Die Algen Deutschlands. — Hannover 1845.
- SCHMIDT, J., Danmarks blaagrønne Alger. — Bot. Tidsskrift, Bd 22. Kjøbenhavn 1899.
- SCHRÖDER, B., Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das des Atlantischen Ozeans. — Mitth. d. zool. Station zu Neapel, Bd 14. Berlin 1900.
- SIMMONS, H., Zur Kenntniss der Meeresalgenflora der Færøer. — Hedwigia 1897.
- , Algologiska Notiser, I. — Bot. Not. Lund 1898.
- SJÖSTEDT, G., Algologiska studier vid Skånes södra och östra kust. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. II. Bd 16. Lund 1920.
- , Anteckningar öfver vegetationsfärgningar i saltvatten. I. — Bot. Not. 1921 (a).
- , Om de ekologiska förutsättningarna för högproduktioner af *Daphnia magna*. — Skrifter utg. af S. Sveriges Fiskeriförening. Lund 1921 (b).
- STANGE, Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachstum bei einige phanogamen Pflanzen. — Bot. Zeit. 1892.
- STEUER, A., Planktonkunde. — Leipzig und Berlin 1910.
- THÉEL, HJ., Om utvecklingen af Sveriges zoologiska hafsstation Kristineberg och om djurlifvet i angränsande haf och fjordar. — Arkiv f. zoologi, K. Sv. V. A. Stockholm 1907.
- TIMM, R., Hamburgische Elbeuntersuchung VI, Copepoden. — Mitt. Naturh. Museum Hamburg, Bd 20. 1903.
- WARMING, EUG., Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. — Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Forening i Kjøbenhavn. 1875. — Kjøbenhavn 1876.
- WILLE, N., Die Schizophycéen der Plankton-Expedition. — Ergebnisse der Plankton-Exp. der Humboldt-Stiftung. Bd II. Kiel u. Leipzig 1904.
- WINGRADSKY, S., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. — Leipzig 1888.
- WITTRÖCK, V. et NORDSTEDT, O., *Algae aquae dulcis exsiccatae* . . . 1877—1903.
- ØRSTED, A. S., Beretning om en Excursion til Trindelen. — Naturhistorisk Tidsskrift. Kjøbenhavn 1842.
-

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 3.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 3.

CONTRIBUTIONS

A LA CONNAISSANCE DE LA

FLORE DU MAROC

I

PTÉRIDOPHYTES — LÉGUMINEUSES

PAR

SV. MURBECK

AVEC 12 PLANCHES ET 4 FIGURES DANS LE TEXTE

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Présenté à la Société Royale Physiographique le 12 Avril 1922.

LUND 1922
IMPRIMERIE HÅKAN OHLSSON

Introduction.

Titulaire d'une des bourses de voyage qui sont accordées annuellement au personnel enseignant de l'Université de Lund, j'ai fait en 1921 un voyage dans le Nord de l'Afrique.

Mon but était de continuer, dans le Sahara algérien, les études sur la biologie des plantes désertiques dont deux fascicules ont déjà été publiés dans cette revue (Tome 15, N° 10; Tome 17, N° 1). Ayant quitté Lund le 11 février, je gagnai dans ce but Biskra, par Marseille et Alger, et j'y arrivai le 27. Cependant comme l'hiver 1919—20 avait été presque entièrement sans pluie, et que la quantité d'eau tombée pendant les mois d'hiver 1920—21 ne dépassait guère 20 mm. environ, la végétation désertique se trouvait dans un état tout à fait déplorable; comme d'autre part les rapports météorologiques ne laissaient guère espérer de pluie prochaine, je me résolus, après quelques excursions dans les environs de Biskra, à renoncer à mon plan primitif et à me rendre au Maroc pour y faire des études floristiques et phytogéographiques.

Le 5 mars je revins donc à Alger et de là je gagnai par Oran le territoire marocain où, en me servant des chemins de fer stratégiques, j'accomplis mon voyage par Taza, Fez, Meknès, Rabat et Casablanca jusqu'à Marrakech, où j'arrivai le 19 mars. Je m'établis à Marrakech jusqu'au 27 mai et j'employai ce temps à examiner en détail la flore des environs. Grâce à l'amabilité des autorités civiles et militaires je pus faire en outre quelques excursions dans le Grand Atlas. En compagnie de mon compatriote M. JOHN FRÖDIN, maître de conférences à l'université de Lund, qui, comme moi d'ailleurs, était accompagné dans son voyage par sa femme, une première excursion dans la montagne fut organisée pendant la période du 3 au 13 mai; au cours de cette expédition nous passâmes par Oumenast, Amizmiz, Oucheffine, Tagadirt N'Bourd, Asni et Tahannaout. Du 19 au 23 mai nouvelle excursion dont le but fut Demnat. Le 27 mai je quittai Marrakech et m'embarquai à Casablanca pour Bordeaux. J'étais de retour à Lund le 10 juin.

*

*

*

En publiant une partie des résultats que j'ai pu obtenir au cours de ce voyage, c'est un agréable plaisir pour moi de témoigner ma reconnaissance aux personnes qui m'ont accordé tout leur appui pour faciliter cette entreprise.

Je dois tout d'abord citer M. le Maréchal LYAUTEY, Gouverneur Général du Maroc, qui avec bonne grâce m'a recommandé aux autorités civiles et militaires, M. LIOUVILLE, Directeur de l'Institut scientifique Chérifien à Rabat, M. le Général DE LA BRUYÈRE, Commandant des troupes de la région de Marrakech, et M. WATIER, Capitaine-forestier, qui a réglé les détails des excursions dans le Grand Atlas où j'ai rencontré partout chez les chefs indigènes l'accueil le plus bienveillant.

Je dois adresser aussi mes plus vifs remerciements à M. le Comte EHRENSVÄRD, Envoyé extraordinaire et Ministre plénipotentiaire de Suède à Paris.

Pteridophyta.

Polypodiaceæ.

Asplenium Trichomanes L. Sp. pl., ed. I, p. 1080 (1753). — Environs de Demnat: fissures des rochers à Imi N'Ifri, c. 1100 m.

Les matériaux récoltés sont caractérisés par les frondes courtes (5—15 cm.) par rapport à leur largeur (1—2 cm.) et par le petit nombre des segments par rapport à la grandeur de la fronde (les paires de segments 12—17). Quant à la forme des segments, certains individus correspondent à la forme *auriculatum* MILDE.

Ceterach officinarum DC. Fl. franç., II, p. 566 (1805). — Rochers entre Oumenast et Amismiz, c. 900 m.

Cheilanthes pteridioides [REICHARD in LIN. Syst. plant., ed. noviss. curante REICH., IV, p. 424 (1780), sub Polypodio] C. CHRISTENS. Index filic., p. 178 (1906). — Syn.: *Ch. fragrans* WEBB & BERTH. Hist. nat. Can. (1847). — Fentes des rochers à Imi N'Ifri près de Demnat, à Amismiz et à Anerni; 1000—1500 m.

Notholæna vellea [AIT. Hort. Kew., III, p. 457 (1789), sub Acrosticho] DESV. Journ. de Bot. appl., I, p. 93 (1813). — Rochers du Dj. Guéliz près de Marrakech; Tagadirt N'Bourd. — 500—1200 m.

Adiantum Capillus Veneris L. Sp. pl., ed. I, p. 1096 (1753). — Rochers humides, puits, fossés, etc. à Demnat; c. 850 m.

Marsiliaceæ.

Marsilia pubescens TEN. Fl. Napoli Prodr. suppl. I, p. 70; Cat. pl. hort. neap., ed. II, app. I, p. 67 (1819). — *M. strigosa* BATTAND. Fl. anal. & synopt., p. 408 (1902); vix WILLD. Sp. pl., V, p. 539 1810). — Exs.: Herb. Font. norm., n. 98. — Marrakech, petites mares à l'ouest de la ville, c. 450 m.

Dans les matériaux recueillis, la lame des frondes est ordinairement, même à l'état jeune, presque complètement glabre.

Un représentant du genre *Marsilia* n'avait pas encore été signalé au Maroc.

Gymnospermæ.

Pinaceæ.

Pinus halepensis MILL. Gard. dict., ed. VIII, n. 8 (1768). — Pentes des montagnes, entre Imin Tala et Anerni, c. 1400 m.

Callitris articulata [VAHL Symb. bot., II, p. 96, tab. 48 (1791), sub *Thuya*] MURB. Contrib. fl. Tun. etc., IV, p. 29 (1900). — *C. quadrivalvis* VENT. Dec. gen., p. 10 (1808). — Pentes des montagnes, entre Amismiz et Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

Juniperus Oxycedrus L. Sp. pl., ed. I, p. 1038 (1753). — Pentes des montagnes, entre Tagadirt N'Bourd et Asni, entre Asni et Tahannaout; 1000—1300 m.

J. phoenicea L. Sp. pl., ed. I p. 1040 (1753). — Pentes broussailleuses à Tagadirt N'Bourd et entre Asni et Tahannaout; 1000—1300 m.

Ephedraceæ.

Ephedra altissima DESF. Fl. atl., II, p. 371, tab. 253 (1800). — Environs de Marrakech, commun; Asni; Tagadirt N'Bourd. — 450—1500 m.

Dans les exemplaires récoltés à Marrakech et à Asni, les fleurs mâles ne sont pourvues que de 2 anthères, et les châtons femelles d'une seule fleur. Ces exemplaires appartiennent donc à la var. *algeriensis* STAPF. — De Tagadirt je n'ai emporté qu'un spécimen mâle, qui doit représenter la var. *mauritanica* STAPF, les fleurs étant toutes pourvues de 3 anthères.

Angiospermæ.

Monocotyledoneæ.

Typhaceæ.

Typha angustifolia L. Sp. pl., ed. I, p. 971 (1753). — Endroits marécageux à Marrakech; je ne l'ai pas vu en fleurs.

Potamogetonaceæ.

Potamogeton nodosus POIR. ap. LAM. Enc. méth., Bot., Suppl., IV, p. 535 (1816); HAGSTRÖM Critical Researches Pot., p. 183 [K. Svenska Vet.-Akad. Handl., LV, n. 5 (1916)]. — *P. fluitans* BATT. & TRAB Fl. de l'Alg., II, p. 6; vix ROTH Tent. fl. germ., I, p. 72 (1788). — Marrakech, commun dans les canaux d'irrigation.

Zannichellia palustris L. Sp. pl., ed. 1, p. 969 (1753).

Subsp. **Z. pedunculata** REICHB. in MOESSL. Handb., ed. II, 3, p. 1591 (1827—29); Pl. crit., VIII, p. 24, fig. 1007 (1830); Ic. fl. germ., VII, p. 9, tab. XVI fig. 21 (1845). — Marrakech, petit marais à l'ouest de la ville.

Gramineæ.

Imperata cylindrica [L. Syst., ed. X, p. 878 (1759), sub Laguro] PB. Ess. Agrost., p. 165 (1812). — Environs de Marrakech: canaux d'irrigation au N. de la ville; bords de l'Oued Tensift.

Andropogon hirtus L. Sp., pl., ed. I, p. 1046 (1753). — Marrakech, dans les palmeraies.

f. *podotrichus* (HOCHST.) HACK. in DC. Monogr. phan., Vol. VI, p. 620 (1889). — Marrakech: El Menara.

Var. *pubescens* [VIS. in Flora 1829, I, Erg.-Bl., p. 3; Fl. Dalm., I, p. 51, tab. II fig. 2 (1842) HACK., l. c., p. 619. — Pentes rocailleuses du Dj. Guéliz à Marrakech.

A. laniger DESF. Fl. atl., II, p. 379 (1800). — Pentes rocailleuses du Dj. Guéliz à Marrakech.

Pennisetum ciliare [L. Mant., p. 302 (1771), sub Cenchro] LINK Enum. h. berol. alt., I, p. 213 (1821). — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz etc. aux env. de Marrakech.

Lygeum Spartum L. Sp. pl., ed. II, p. 78 (1762). — Pente de montagne entre Asni et Tahannaout, c. 1000 m.

Phalaris tuberosa L. Mant. II, p. 557 (1771); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 140. — Marrakech, dans les palmeraies.

Ph. minor RETZ. Obs. bot., III, p. 8 (1783). — Lieux arides à Marrakech.

Var. *integra* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 141 (1895). — Marrakech, dans les palmeraies.

Aristida Adscensionis L. Sp. pl., ed. I, p. 82 (1753). — *A. coerulescens* DESF., Fl. atl., I, p. 109, tab. 21 fig. 2 (1798). — Pentes rocailleuses du Dj. Guéliz à Marrakech.

Stipa tenacissima L. Amoen. ac., IV, p. 266 (1759). — Au pied de l'Atlas: entre Amismiz et Asni; entre Asni et Tahannaout; 700—1200 m.

S. parviflora DESF. Fl. atl., I, p. 98, tab. 29 (1798). — Pente de montagne à Asni, c. 1000 m.

S. tortilis DESF. Fl. atl., I, p. 99, tab. 31 (1798).

f. *pubescens* BALL Spicileg. fl. mar., p. 711 [Journ. Linn. Soc., Bot., XVI (1878)]. — Marrakech, dans les oliveraies à l'ouest de la ville.

Oryzopsis coerulescens [DESF. Fl. atl., I, p. 66, tab. 12 (1798), sub Milio] HACK. in Denkschr. Akad. Wiss. Wien, p. 75, 1885. — Broussailles entre Amismiz et Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

O. miliacea [L. Sp. pl., ed. I, p. 61 (1753), sub Agrostide] ASCHERS & SCHWEINF. Mém. Inst. Egypt., II, p. 169 (1889). — La Menara, à l'ouest de Marrakech.

Polypogon monspeliensis [L. Sp. pl., ed. I, p. 61 (1753), sub Alopecuro] DESF. Fl. atl., I, p. 67 (1798). — Commun dans les canaux d'irrigation à Marrakech.

Agrostis verticillata VILL. Prosp. hist. pl. Dauph., p. 16 (1779). — Tahan-naout, fossés herbeux.

Gastridium lendigerum [L. Sp. pl., ed. II, p. 91 (1763), sub Milio] GAUD. Fl. helv., I, p. 176 (1828). — Broussailles à Demnat, c. 900 m.

Lagurus ovatus L. Sp. pl., ed. I, p. 81 (1753). — Coteaux arides à Amismiz, c. 1000 m.

Dans les matériaux recueillis, les anthères atteignent la longueur de 3 à 3,7 mm., tandis que généralement elles n'ont que de 2 à 3 mm. de long.

Aira Reverchonii. — Nova spec. — Annuæ, 1,5—3,5 dm. alta. Culmi numerosi, fasciculati, tenuissimi, erecti, internodiis infra nodos et paniculam retrorsum puberulo-scabriusculis, ceterum lævibus glaberrimis, nodis jam florendi tempore nudis. Foliorum vaginæ anguste cylindricæ, etiam suprema vix dilatata, secus nervos leviter retrorsum scabriusculæ; lamina complicata, extus lævis, marginibus scabriuscula, intus secus nervos minutissime puberula, foliorum inferiorum filiformis, 3—10 cm. longa, superiorum lineari-filiformis, 2—5 cm. longa; ligula 3—4,5 mm. longa, oblongo-lanceolata, extus retrorsum scabriuscula, denique sæpius lacera. Panicula plerumque 5—10 cm. longa, sub anthesi ovoideo-oblonga, post anthesin late ovoidea, c. 3—7 cm. diam.; rami ramulique laxè scabriusculi, rami inferiores bi- vel trigeminati; ramuli ultimi (spicularum pedunculi) spiculis plerumque dimidio vel subduplo, rarius usque ad 2¹/₂-plo longiores, paucissimi eis paulo breviores, apice subito et interdum (præcipue sub anthesi) subannulato-incrassati. Spiculæ 2,3—2,9 mm. longæ, e basi late ovata subcampanulato-ovoideæ. Glumæ late ovatæ, ad nervum dorsalem scabriusculæ, apice subito attenuatæ vel oblique ovato-subtruncatæ, vix vel non acuminatæ, margine minutissime vel obsolete lacero-denticulatæ. Flos inferior semper exaristatus, 2 mm. longus, gluma inferiore circ. quinta parte brevior, ima basi in lateribus, sed non in dorso, breviter penicillato-pilosulus; flos superior aristatus, 2,2 mm. longus, gluma superiore circ. decima parte brevior, ima basi in dorso et lateribus breviter penicillato-pilosulus. Glumella inferior scabriuscula, floris inferioris in apicem acutum, integrum vel breviter bifidum, numquam bisetulosum attenuata, floris superioris in apicem paulo longiorem breviter bisetulosum producta; arista floris superioris 3—4,5 mm. longa, a quinta vel sexta parte inferiore glumellæ abiens, spiculam longe excedens. Glumella superior floris inferioris quam glumella inferior decima tantum parte brevior, floris superioris quam glumella inferior quinta parte brevior. Antheræ pro ratione maximæ, ²/₃ glumellæ inferioris æquantæ, 1,3—1,5 mm. longæ. Caryopsis oblonga.

Syn.: »*Aira caryophyllea* L. v. *coarctata* REVERCH.» Pl. de l'Andalousie 1887 (sine diagn. & sine numero).

» *Aira Bætica* PORTA & RIGO 1896 (ad interim)» (in schedis, sine diagn.); *A. multiculmis* γ. *A. bætica* HUTER in Oesterr. bot. Zeitschr., LVIII, p. 30 (1908). — Non *Aira Bætica* TRIN. Act. hort. Petrop., VI, 2, IV, p. 17 (1835).

Icon.: Tab. nostra I.

EXS.: REVERCHON Pl. de l'Andalousie, 1887, n. 52 (sub nom. *A. caryophyllea* L.); PORTA & RIGO Iter IV. hisp. 1895, n. 511 (sub nom. *A. Bætica* P. & R.).

Aire géogr.: *Sud-ouest de l'Espagne*. Andalousie. La plante a été récoltée dans la Sierra de Palma, près Algésiras [REVERCH. $\frac{10}{6}$, $\frac{19}{6}$, $\frac{25}{6}$ 1887 (Hb. Mus. Lund.)] et sur la colline Almoraima pr. S. Roque [PORTA & RIGO $\frac{24}{4}$ 1895 (Hb. Mus. Lund.)].

Cette espèce, que j'ai décrite ici parce qu'elle sera peut-être trouvée un jour aussi au Maroc, est caractérisée surtout par ses anthères très grandes, non seulement en soi mais aussi par rapport aux dimensions des autres organes de la fleur. Elles atteignent, en effet, la longueur de 1,3 à 1,5 mm., tandis que dans les autres espèces méditerranéennes leurs dimensions sont les suivantes: *A. provincialis* JORD. 0,9—1 mm., *A. intermedia* GUSS. 0,7—0,8, *A. Tenorei* GUSS. 0,5—0,6, *A. capillaris* HOST & *A. caryophyllea* L. (incl. *A. multiculmis* DUM.) 0,3—0,4, *A. Cupaniana* GUSS. 0,2—0,3 mm.; de plus, leur longueur égale les $\frac{2}{3}$ de celle de la glumelle inférieure, tandis qu'elle n'en égale que la moitié dans les trois premières espèces, et seulement le $\frac{1}{4}$ ou le $\frac{1}{5}$ dans les trois dernières.

Puisque les dimensions des anthères, auxquelles les auteurs n'ont pas accordé assez d'attention en ce qui concerne les *Aira*, constituent en réalité un caractère très important pour la différenciation des espèces de ce genre, c'est en première ligne avec les *A. provincialis* et *A. intermedia* qu'il faut comparer notre plante. Ces deux espèces rappellent l'*A. Reverchonii* non seulement par les anthères relativement grandes, mais aussi par le fait que la fleur inférieure est toujours sans arête; elles en diffèrent cependant, l'une et l'autre, par les pédoncules des épillets, dont la plupart ont une longueur égalant de 3 à 6 fois celle de l'épillet. — L'*A. provincialis* diffère en outre par ses chaumes fermes et ses feuilles à lame plus rigide et rude extérieurement, même dans les feuilles inférieures, par la panicule moins fournie, plus large par rapport à la longueur et à rameaux plus divariqués après l'anthèse, par les pédoncules insensiblement épaissis au sommet, par les épillets longs de 3 à 3,5 mm. au lieu de 2,3 à 2,9, par les glumes plus aiguës et le plus souvent acuminées, par les fleurs plus grandes, longues de 2,2 à 2,5 mm., et enfin par l'arête insérée au $\frac{1}{4}$ inférieur de la glumelle. — L'*A. intermedia* diffère de l'*A. Reverchonii*, non seulement par ses anthères moins grandes et ses pédoncules considérablement plus longs, mais aussi par les glumes encore plus arrondies au sommet, par la fleur supérieure tout à fait dépourvue de poils à la base et jamais atténuée en acumen au sommet, par la fleur supérieure plus brièvement acuminée et à poils basilaires plusieurs fois plus courts que dans l'*A. Reverchonii* et n'occupant que les parties latérales de la base, jamais la partie dorsale, et enfin par l'arête bien plus faible, dépassant peu les glumes et insérée vers le tiers, non pas vers le $\frac{1}{5}$ ou $\frac{1}{6}$ inférieur de la glumelle.

M. HUTER, qui a publié dans l'Oesterr. bot. Zeitschr., LXIII, p. 28—30, une petite étude sur les espèces d'*Aira* et qui a observé les grandes dimensions des anthères de notre plante, l'a rapportée comme sous-espèce à l'*A. multiculmis* DUM., évidemment à cause des pédoncules relativement courts et des épillets rapprochés. — Il est vrai que, par ce caractère, l'*A. Reverchonii* présente une certaine analogie de port avec l'*A. Cupaniana* et l'*A. caryophyllea*, dont je ne puis séparer spécifiquement l'*A. multiculmis*, mais d'autre part ces espèces-ci s'en éloignent trop, non seulement par les anthères de 3 à 4 fois plus courtes mais aussi par une série d'autres différences plus ou moins importantes. Du reste, la longueur des pédoncules de l'*A. Reverchonii* est sensiblement plus grande que dans les formes du groupe de l'*A. caryophyllea*, et je crois que notre plante, qui en tout cas constitue une espèce bien délimitée, est en réalité plus étroitement apparentée avec les représentants du groupe *Trichodaera* ASCH. & GR., notamment avec l'*A. provincialis* JORD.

A. intermedia GUSS. Fl. sic. prodr., Suppl. I, p. 16 (1832).

Espèce nouvelle pour le Maroc. Se trouve dans le nord du pays, d'après des échantillons recueillis par GANDOGGER, en 1910—11, sur le Dj. Habibi, sous le nom de »*Aira Cupaniana* GUSS.» (Hb. Mus. Lund.).

A. Cupaniana GUSS. Syn. fl. sic., I, p. 145 (1842).

Var. *biaristata* PARLAT. Fl. ital., I, p. 252 (1848). — *A. Cup.* v. *incerta* CES. PASS. GIB. Comp. fl. ital., p. 59 (1868). — Exs.: PARIS It. bor.-afr. n. 500. — Pentes des montagnes à Asni; entre Asni et Tahannaout. — 800—1200 m. — Se trouve aussi dans le nord du Maroc: Dj. Ouezzan [leg. GANDOGGER, sub nom. »*Aira caryophyllea* L.» (Hb. Mus. Lund.)].

La variété diffère du type de l'espèce non seulement en ce que les fleurs sont aristées, l'une et l'autre, mais aussi en ce que la fleur inférieure est, comme la supérieure, atténuée en un long acumen terminé par deux soies courtes et fines. Dans le type, la fleur inférieure est simplement aiguë, jamais atténuée en acumen terminé par des soies.

Periballia lævis [BROT. Fl. lusit., I, p. 90 (1804), sub *Aira*] ASCH. & GRAEBN. Syn. mitteleur. Fl., II, p. 297 (1899). — *Aira lendigera* LAG. Gen. & sp., p. 3 (1816). — *Molineriella lævis* ROUY Fl. de Fr., XIV, p. 103 (1913).

Cette plante, qui n'était pas encore signalée en Afrique, paraît ne pas être rare dans le Maroc septentrional. En effet, les collections du Musée botanique de Lund en contiennent des exemplaires recueillis par GANDOGGER, en 1910—11, dans les stations suivantes: M. Edris (sub nom. »*Aira involucrata* LAG.» & »*Aira minuta* L.»); O. Rouh (sub nom. »*Molineria minuta* Parl.»); B. Hassem (sub nom. *Molineria minuta* PARL.»).

Corynephorus fasciculatus BOISS. & REUT. Pugill. pl. Afr. & Hisp., p. 123 (1852). — Coteaux herbeux entre Asni et Tahannaout; Demnat. — 800—1000 m.

C. macrantherus BOISS. & REUT., l. c., p. 124 (1852); MURB. Contrib. fl. nord-ouest de l'Afr., etc., IV, p. 6 (1900) [Act. Reg. Soc. Physiogr. Lund., Tom. XI].

— Maroc sept.: Cap Spartel [leg. GANDOGGER 1910—11 sub nom. »*C. fasciculatus* B. & R.» (Hb. Mus. Lund.)].

Trisetum paniceum [LAM. Tabl. enc. méth., Bot., p. 202 n. 1117 (1791), sub *Avena*] PERS. Syn., I, p. 97 (1805). — Broussailles entre Marrakech et Oued Tensift.

Var. *canariense* (PARLAT.) WEBB & BERTH. Phyt. can., III, p. 399 (1836—50). — Marrakech, dans les palmeraies.

Avena barbata BROT. Fl. lusit., I, p. 108 (1804).

Var. *minor* J. LANGE Pugill. pl. hisp., p. 39 (1860). — Commun dans les plaines arides des environs de Marrakech.

Ainsi que je l'ai fait observer dans mes Contrib. fl. nord-ouest de l'Afr., IV, p. 8 (1900), l'*A. barbata* v. *minor* LGE., qui est répandue depuis le sud de l'Espagne et du Maroc jusque dans la Tripolitaine, se rapproche beaucoup de l'*A. Wiestii* STEUD. Syn. glum., I, p. 231 (1855), qui habite l'Égypte, l'Arabie pétrée, la Palestine, etc., et il me paraît même possible que les deux plantes soient identiques. Les matériaux de l'*A. Wiestii*, dont j'ai disposé, n'ont pas suffi pour trancher cette question.

A. sterilis L. Sp. pl., ed. II, p. 118 (1762). — Commun dans les moissons etc. des environs de Marrakech.

Cynodon Dactylon [L. Sp. pl., ed. I, p. 58 (1753), sub *Panico*] PERS. Syn. I, p. 85 (1805). — Commun aux environs de Marrakech.

Tetrapogon villosus DESF. Fl. atl., II, p. 389, tab. 255 (1800). — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz près de Marrakech.

Dans certains chaumes les épis sont au nombre de 3 au lieu de 2; dans ce cas, je les ai trouvés distincts jusqu'à la base. — La station marocaine relie les stations des Canaries à celles de l'Algérie, de la Tunisie et de l'Orient.

Echinaria capitata [L. Sp. pl., ed. I, p. 1049 (1753), sub *Cenchrus*] DESF. Fl. atl., II, p. 385 (1800). — Au pied du Grand Atlas à Amismiz et à Asni; 900—1200 m.

Les échantillons appartiennent à la forme typique de l'espèce. — La var. *Todaroana* CESATI Comp. della fl. ital., p. 41 (1868), qui s'en distingue en ce que les épines de la glumelle inférieure sont au nombre de 7 et celles de la glumelle supérieure de 4, et qui a été signalée jusqu'ici seulement en Sicile, se trouve aussi en Orient, à savoir dans l'île de Chios (ORPHANIDES Fl. græca exs. n. 962).

Ammochloa involucrata MURB. — (Descriptio emendata.) — Annuæ. Culmi numerosi, fasciculati, cum foliis cæspitem hemisphæricam formantes, alii brevissimi (0,5—1,5 cm. longi), vaginis foliorum eos longe superantium obtecti, alii paulo longiores (2—5, rarius usque ad 15 cm.), internodiis brevi vel interdum longo spatio nudis, omnes glaberrimi, teretes, nec sulcati, debiles, usque ad apicem foliati. Folia marginibus scabriuscula, ceterum glaberrima, culmea numero 2—5; vaginæ inflatæ, inferiores ovato-lanceolatæ, fusco-griseæ, venis longitudinalibus percursæ, supræmæ latissimæ, subhemisphæricæ, membranaceæ, stramineæ, paniculam subglobosam involucrantes et amplectentes, venis longitudinalibus et transversalibus eximie reticulato-

nervosæ; ligula foliorum infimorum brevis laciniata, superiorum nulla; lamina foliorum inferiorum plana, mollis, 3—8 cm. longa, 1—2 mm. lata, sensim attenuata, folii supremi abbreviata, 0,5—2,5 cm. longa, 2—3 mm. lata, rigidula, subito attenuata, apice sæpe truncato canaliculata vel complicata. Panicula capituliformis, densa, subglobosa, 8—10 mm. longa, 6—8 mm. lata, etiam sub anthesi in vagina folii involucriantis semi-abscondita, denique tota cum illa decidua. Rami infimi paniculæ sæpe breviter bifidi, 2-spiculati, ceteri 1-spiculati. Spiculæ cujusque paniculæ terminalis circ. 6—15, oblongo-lineares, 1—3-floræ, exteriores a lateribus valde compressæ. Glumæ subæquales, floribus paulo vel subduplo breviores, spicularum exteriorum obovato-lanceolatæ vel lanceolatæ, interiorum lineares vel abortivæ, omnes valde inæquilateræ, dorso carinato coriaceæ, ceterum membranaceæ, apice mucronatæ; carina alta, aliformis, margine ciliato-denticulata. Rachilla brevis, teres, glabra. Flores elongato-lineares, infimus 7—10, ceteri 5—8 mm. longi. Glumella inferior angulato-tubulosa, superiorem involvens, nervis inferne 7, superne 3—5 percursa, glaberrima vel in flore supremo papillis brevibus 1-cellularibus obsita, nervis subcoriaceis exceptis membranaceo-diaphana, apice rotundato-obtusum vel subtruncato breviter biloba, mutica vel inter lobos apiculo eis multoties brevior instructa. Glumella superior inferiorem plerumque paululum superans, membranaceo-diaphana; partes laterales parte media (inter nervos sita) multo latiores, caryopsin omnino involventes; nervi scabriusculi, paralleli, infra apicem glumellæ evanescentes. Lodiculæ nullæ. Antheræ 2,7—4 mm. longæ, lineares; filamenta denique valde elongata. Ovarium glabrum, ovoideo-oblongum; styli breves, inferne in stylopodium complanatum membranaceum connati; stigmata longissima, ex apice floris emergentia, papillosa. Caryopsis complanato-vel fusiformi-ovoidea, 1,8—2 mm. longa, ventre exsulca, supra basin acutatam hilo minuto circulari notata, stylopodio 3—4-plo longior.

Syn.: *A. involucriata* MURB. Contrib. fl. du n.-ouest de l'Afr., IV, p. 11 (1900).

Icon.: MURB., l. c., fig. 3 & tab. XIII figg. 3—7.

J'ai rencontré cette espèce dans la plaine sablonneuse à Sidi Yahia, entre Darbel-Hamri et Kénitra, où elle croît en abondance avec le *Poa dimorphantha* MURB.

Koeleria phleoides [VILL. Fl. delph., p. 7 (1785), sub *Festuca*] PERS. Syn., I, p. 97 (1805); DOMIN Monogr. Gatt. *Koeleria*, p. 256. — Environs de Demnat.

Var. *robusta* BORBÁS Hirc. fl. ok. Bakarske, p. 134 (1884) ex DOMIN Monogr. p. 258. — El Menara près de Marrakech.

K. pumila [DESF. Fl. atl., I, p. 103 (1798), sub *Avena*] DOMIN in FEDDE Repertor., II, p. 31 (1906); Monogr., p. 288 (1907). — *Trisetum pumilum* KUNTH Enum., I, p. 297 (1833). — Pentès du Dj. Guéliz et lieux arides dans la plaine de Marrakech.

Sphenopus divaricatus [GOUAN Illustr., p. 4 tab. 2 fig. 1 (1773) sub *Poa*] REICHB. Fl. germ. exc., p. 45 (1830). — Pentès pierreuses du Dj. Guéliz près Marrakech.

Dans mes Contrib., IV, p. 19 (1900), j'ai décrit un *S. div.* Subsp. *S. syrticus*, dont j'avais vu des spécimens provenant de la Tunisie (îlots de Kerkenna et Gabès)

et de la Tripolitaine. Cette plante s'est montrée identique avec le *S. Ehrenbergii* décrit quelques mois avant par HAUSSKNECHT in Thuring. bot. Ver., N. F., XIII & XIV, p. 57 (1899) [Vidi specim. authent.]. La plante, qui se trouve aussi en Egypte [Alexandrie (EHRENBURG; H. PETRY, 1910)] et qui, sans doute, représente une espèce bien distincte du *S. divaricatus*, doit donc porter le nom de *S. Ehrenbergii* HAUSSKN.

Melica ciliata L. Sp. pl., ed. I, p. 66 (1753).

Subsp. *M. Magnolii* GODR. & GREN. Fl. de Fr., III, p. 550 (1855). — Marrakech, dans les palmeraies.

Dactylis glomerata L. Sp. pl., ed. I, p. 105 (1753).

Var. *hispanica* ROTH Cat. bot., I, p. 8 (1797). — Marrakech, lieux arides.

Cynosurus elegans DESF. Fl. atl., I, p. 82 tab. 17 (1798). — Pentès des montagnes à Oucheffine.

f. *obliquatus* [LINK in LINNÆA, XVII, p. 406 (1843), pro sp.] BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 191 (1895). — Pentès d. montagnes à Asni et à Imi N'Ifri près Demnat. — 800—1100 m.

Lamarckia aurea [L. Sp. pl., ed. I, p. 72 (1753), sub *Cynosuro*] MOENCH Meth., p. 201 (1794). — Très répandu dans les plaines arides, etc. des env. de Marrakech; Tahannaout; Asni; Demnat. — 450—1200 m.

Schismus calycinus [L. Sp. pl., ed. II, p. 110 (1762), sub *Festuca*] COSS. in Bull. soc. bot. Fr., IV, p. 399 (1857). — Répandu dans les plaines arides entre Marrakech, Oumenast et Demnat.

Toujours sous la forme typique. La sous-espèce *S. arabicus* NESS, qui est répandue en Orient et qui existe encore en Tunisie et à Biskra, paraît manquer au Maroc.

Poa dimorphantha MURB. Contrib. fl. n.-ouest de l'Afr., IV, p. 20, fig. 6 & tab. XIV fig. 11 (1900). — Exs.: MURB. Pl. sel. Afr. bor. n. 56. — Lieux sablonneux, probablement très répandu dans la région inférieure du Maroc occidental. J'ai trouvé la plante en abondance à Sidi Yahia, entre Dar bel Hamri et Kenitra; puis à Ouled-Haddou et à plusieurs stations sur la ligne Ber-Réhid — Caïd Tounsi, et enfin à Ouled-Mansour au sud de Caïd Tounsi. Elle manque dans la région montagneuse, et je ne l'ai pas vue non plus dans les environs de Marrakech.

P. exilis [TOMMASINI ap. FREYN Fl. v. Süd-Istrien (Zool.-Bot. Gesellsch. Wien, XXVII, p. 469, 1877), pro var. *P. annuæ* (Vidi specim. authent.)] MURB. ap. ASCHERS. & GRÆBN. Syn. mitteleurop. Fl., II, p. 389 (1900); Contrib., 2^{me} sér., p. 73 (1905). — *P. annua* v. *remotiflora* HACK. in BENITZ Hb. europ., Lief. XXXIX (1880) sub n. 3999 (sine diagn.). — *P. annua* β *remotiflora* HACK. ap. BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 206 (1895). — *P. remotiflora* MURB. Contrib., IV, p. 23 tab. XIV fig. 12 (1900). — Bords des chemins, décombres, lieux cultivés, etc.: Fez; Bouskara, au sud de Casablanca; Ber-Réhid; Bou Laouane; Caïd Tounsi; Marrakech.

P. annua L. Sp. pl., ed. I, p. 68 (1753). — Taza; Fez; Marrakech; Demnat.

P. trivialis L. Sp. pl., ed. I, p. 67 (1753). — Marrakech, dans les palmeraies.

P. bulbosa L. Sp. pl., ed. I, p. 70 (1753). — Marrakech; Amismiz, Asni. — 450—1200 m.

Festuca arundinacea SCHREB. Spicil. fl. lips., p. 57 (1771). — Pentes herbeuses, un peu humides, à Demnat, c. 850 m.

F. geniculata [L. Mant. I, p. 33 (1767), sub Bromo] WILLD. Enum. pl. hort. berol., I, p. 118 (1809). — *Vulpia geniculata* LINK Hort. berol., I, p. 148 (1827).

Subsp. *F. breviglumis* (BATT. & TRAB.) Nob. — A typo (Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. & de Port., 1853 n. 2053; MAGNIER Fl. sel. exs. n. 3614; Herb. Font. norm. n. 82) differt vaginis foliorum inferiorum pilis brevibus puberulis (nec glaberrimæ), spiculis 4—8-floris (nec 2-4-floræ), gluma superiore apicem glumellæ floris secundi non attingente (nec eum superans). — Variat glumis ac glumellis glabris et hispidopubescentibus.

Syn.: *Vulpia geniculata* γ. *breviglumis* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 221 (1895).

— *V. breviglumis* BATT. Fl. anal. & syn., p. 385 (1902).

Par les différences indiquées ci-dessus, cette plante paraît être assez bien caractérisée vis-à-vis du type de l'espèce. Je l'ai rencontrée dans plusieurs stations des environs de Marrakech; dans les collections du Musée bot. de Lund se trouvent aussi des échantillons récoltés à Tanger, par BOISSIER & REUTER (sub nom. »*F. stipoides* Desf.»).

F. Danthonii ASCH. & GRAEBN. Synops. mitteleur. Fl., II, p. 550 (1901). — *Vulpia ciliata* LINK Hort. berol., I, p. 147 (1827); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 223 (1895).

Var. *penicillata*. — Nov. var. — A typo (Exs.: KNEUCKER Gram. exs. n. 286; MAGN. Fl. sel. exs. n. 1575; Fl. lusit. exs. n. 1826) differt glumella inferiorè floris fertilis non modo inferne et dorso, sed per totam longitudinem dorso et marginibus dense longeque ciliata, glumella florum sterilium non modo marginibus sed etiam dorso a basi usque ad apicem ciliis longis dense obsita.

Collines arides entre Dj. Guéliz et Oued Tensift, près de Marrakech. — La même plante a été récoltée par CLAUSON à Bou-Ismaël, en Algérie, et distribuée, dans l'Herb. Fontan. norm. n. 80, sous le nom de *Vulpia ciliata* PERS.

Dans le Bull. soc. bot. ital., 1914, p. 12 & Pl. tripolit., p. 39 (1914), PAMPANINI a décrit un *Vulpia Danthonii* v. *tripolitana*, qui diffère du type par »glumellis densius ciliatis, ciliis longioribus et magis patentibus». Puisque l'auteur ne dit rien quant à l'existence de cils sur les parties de la glumelle qui en sont dépourvues dans la forme typique de l'espèce, il m'a paru peu probable que notre variété soit identique avec celle de la Tripolitaine.

F. (Nardurus) demnatensis. — Nova spec. — Annuæ, c. 10—15 cm. alta. Culmi numerosi, fasciculati, glaberrimi, læves, a basi geniculata adscendente erecti, stricti, firmi sed tenues, usque ad medium vel paulo supra vaginis foliorum obtecti, superne striis albidis notati, sæpe violascentes. Vaginæ foliorum internodia superantes, augustæ, glaberrimæ, inferiores stramineæ, superiores virescentes vel sæpius violaceæ. Ligula brevissima, truncata, margine minutissime ciliolata, sæpe ad auri-

culas duas laterales in vaginæ margines abeuntes reducta. Lamina convoluta, 2—3 cm. longa, suberecto- vel patenti-recurvata, firmula, extus lævis et glaberrima, marginibus scabriuscula, intus secus nervos valde elevatos trichomatibus brevissimis densis pluriseriatis pubescenti-scabriuscula, foliorum basilarium subfiliformis, 5-nervis, (statu explanato) c. 1 mm. lata, foliorum culmeorum anguste linearis, 7-nervis, (explanata) 1,5—2 mm. lata. Inflorescentia spiciformis, subunilateralis, stricta, recta, rarius leviter curvata, culmo plerumque æquilonga. Rachis acute triangularis, angulis minute scabriusculis, ceterum glaber-

rima. Spiculæ biserialiter dispositæ, sæpe violascentes, in quaque rachidis excavatione semper solitariæ, 2—5-floræ, internodiis rachidis paulo ad subduplo longiores, compressæ, cuneato-obovata, ob flores divergentes apice latiores, pedicellis brevissimis multo crassioribus quam longis suffultæ. Glumæ duræ, marginibus involutis scabriusculæ, ceterum glaberrimæ, sat inæquales; inferior lineari-subulata, superiori æquilonga vel paulo longior, apicem floris secundi vel tertii attingens, modo inferne 3-nervis, jam paulo supra basin convoluta, nervo mediano valido percursa, a medio sensim in acumen aristiforme scabriusculum producta, ceterum subtransversaliter inserta ideoque non dorso sed lateri floris infimi opposita; gluma superior linearis, usque ad apicem subito acutatum nervis tribus validis per-

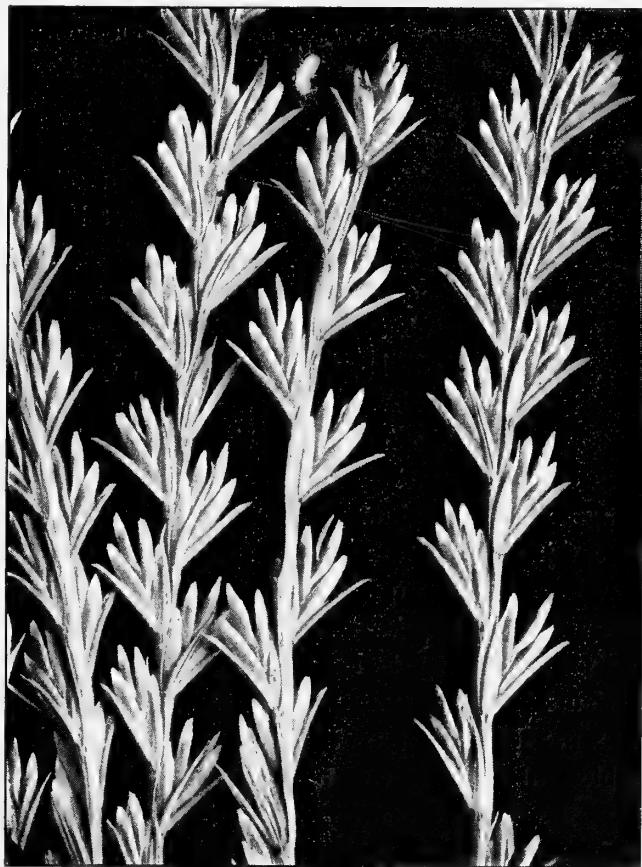


Fig. 1.

Festuca (Nardurus) demnatensis MURB. — Epis; $\frac{3}{1}$.

erecto-patula vel apice subrecurva, supra medium convoluta, apicem floris secundi attingens. Rachilla tenuis, scabro-puberula. Flores sese vix tegentes, chasmogami, inferiores 3—4 mm., superiores 2,5—3 mm. longi. Glumella inferior oblonga, lævis, glaberrima, nervis tribus evanidis percursa, superne a lateribus compressa subcarinata, apice breviter bilobato membranaceo obtusissima. Glumella superior oblongo-linearis, inferiori æquilonga, bicarinata, carinis lævissimis apicem membranaceum haud emarginatum non attingentibus. Lodiculæ æque latæ ac longæ, in lacinias 2—3 acutas \pm profunde partitæ. Antheræ 2,2—2,5 mm. longæ, purpureo-

violaceæ, profunde emarginatæ. Ovarium glaberrimum, obovoideum, apice bifidum; styli breves; stigmata simplicia, longe plumosa, e basi floris exserta. Caryopsis incognita.

Icon.: Tab. nostra II et Fig. 1, p. 15.

Aire géogr.: *Région inférieure du Grand Atlas marocain*. Pentes schisteuses-argileuses à Demnat, c. 900 m.

Les plus proches parents de la plante décrite ci-dessus sont évidemment certaines espèces comprises dans les sous-genres *Nardurus* RCHB. et *Catapodium* LINK, et plus spécialement le *F. maritima* L. (= *Nardurus tenellus* RCHB.; *Catapodium unilaterale* GRISEB.), le *F. hispanica* RICHTER (NON KUNTH) (= *Nardurus montanus* BOISS. & REUT.) et le *F. Lachenalii* SPENN. (= *Nardurus Lachenalii* GODR.; *Catapodium Halleri* RCHB.). Aucune de ces espèces ne présente cependant des affinités bien étroites avec la nôtre.

Le *F. maritima* L. se distingue du *F. demnatensis* par la glume inférieure, qui est 1-nerviée dès la base, étroitement linéaire et subcarénée (non pas enroulée par les bords et subulée au sommet), bien plus courte que la supérieure, dont elle n'égale souvent que la moitié ou le tiers, apprimée contre la glumelle de la première fleur et n'en atteignant jamais le sommet (le plus souvent elle n'en atteint pas le milieu); par la glume supérieure, qui est 3-nerviée seulement dans sa moitié inférieure, insensiblement atténuée vers le sommet aigu et apprimée contre la glumelle de la 2^{me} fleur, dont elle n'atteint jamais le sommet; par la glumelle inférieure toujours très aiguë et le plus souvent atténuée en une arête plus ou moins longue; par la glumelle supérieure, dont les carènes sont très scabres et se continuent jusqu'au sommet; par les anthères longues de 1 à 1,5 mm. seulement; et enfin par les stigmates, qui ne sont pas exserts.

Le *F. hispanica* RICHTER [Pl. europ., I, p. 109 (1890)], voisin du *F. maritima*, présente à peu près les mêmes différences que celui-ci; spécialement, la glume inférieure est de beaucoup plus courte que la supérieure, celle-ci ne dépasse pas le sommet de la fleur contiguë, et la glumelle inférieure est aiguë, acuminée et insensiblement atténuée en une longue arête.

Le *F. Lachenalii* SPENN. s'éloigne encore davantage de notre espèce par les gaines inférieures pourvues d'une fine pubescence; par les épillets atténués vers le sommet; par la glume inférieure, qui est plus courte que la supérieure, linéaire-oblongue et non pas subulée, concave mais non pas enroulée par les bords, et apprimée contre la glumelle contiguë, dont elle n'atteint pas le sommet; par la glume supérieure, qui n'est pas enroulée au sommet et qui même ici est apprimée contre la glumelle contiguë, dont elle n'atteint pas le sommet; par la glumelle inférieure subaiguë ou même aristée, non pas très obtuse; par la glumelle supérieure à carènes très scabres et qui se continuent jusqu'au sommet; par les glumellules (lodiculæ) plus allongées; par les anthères longues de 1—1,5 mm. seulement; et par les stigmates non exserts.

F. maritima L. Sp. pl., ed. I, p. 75 (1753); ASCH. & GRAEBN. Synops. mitteleur. Fl., II, p. 540 (1900). — *Nardurus tenuiflorus* BOISS.; BATT. & TRAB.

Var. *hispanica* [REICH. in Willd. Sp. pl., I, 1, p. 479 (1797), pro sp. sub Tritico] ASCH. & GR., l. c., p. 541 (1900). — Pentes herbeuses à Amismiz, c. 1200 m.; sous la forme à épillets pubescents.

F. tuberculosa (MORIS, in Atti d. riun. d. sc. ital. 1841, p. 481) COSS. & DR. Fl. de l'Alg., Glum., p. 189 (1867). — En plusieurs stations des environs de Marrakech.

F. rigida [L. Amoen. ac., IV, p. 265 (1759), sub Poa] KUNTH Enum., I, p. 392 (1833). — Commun dans les environs de Marrakech.

Bromus tectorum L. Sp. pl., ed. I, p. 77 (1753). — Pentes rocailleuses à Amismiz, 1000—1200 m.

B. villosus FORSK. Fl. ægypt.-arab., p. 39 (1775).

Subsp. **B. Gussonei** PARL. Pl. rar., fasc. II, p. 8 (1840). — Environs de Marrakech. — Les spécimens recueillis ne sont pas tout à fait typiques: la panicule est dressée, à rameaux inférieurs simples, longs de 2 à 6,5 cm. et réunis par 3 à 4; épillets longs de 4 à 5 cm. sans les arêtes.

B. madritensis L. Amoen. ac., IV, p. 265 (1755). — La Menara près de Marrakech.

B. rubens L. Amoen. ac., IV, p. 265 (1775). — Lieux arides à Marrakech.

B. hordeaceus L. Sp. pl., ed. I, p. 77 (1753); ASCH. & GR. Syn. mitteleur. Fl., II, p. 615. — La Menara près de Marrakech.

Sous une forme élancée (6—8 dm.), à panicule compacte, subcylindrique, longue de 10 cm., épillets velus, 7—12-flores. Exactement la même forme a été recueillie aux Iles Canaries, par DESPRÉAUX (Hb. Mus. Lund.).

B. macrostachys DESF. Fl. atl., I, p. 96, tab. 19, f. 2 (1798).

f. *lanuginosus* [POIR. Enc. méth., Suppl. I, p. 703 (1810), pro sp.] BOISS. Fl. or., V, p. 652 (1884). — La Menara près de Marrakech.

Brachypodium distachyum [L. Amoen. ac., IV, p. 304 (1759), sub Bromo] ROEM. & SCHULT. Syst., II, p. 741 (1817). — Commun dans les environs de Marrakech; Amismiz; Asni. — 450—1200 m.

Lolium rigidum GAUD. Agrost. helv., I, p. 334 (1811); ASCH. & GR. Syn. mitteleur. Fl., II, p. 757. — Très répandu aux environs de Marrakech.

Lepturus incurvatus [L. Sp. pl., ed. II, p. 1490 (1763), sub Aegilope] TRIN. Fund. agrost., p. 123 (1820). — *L. inc. A. curvatissimus* ASCH. & GR. Syn. mitteleur. Fl., II, p. 764 (1902). — Champ de blé à Marrakech.

Dans leur Synopsis, ASCHERSON & GRAEBNER réunissent les *L. incurvatus* et *filiformis* sous un même nom spécifique. Conformément aux indications de BATTANDIER & TRABUT (Fl. de l'Alg., II, p. 246), ces deux plantes se distinguent cependant nettement par les dimensions très différentes des anthères. Même les formes incurvées du *L. filiformis* se séparent, en effet, facilement du *L. incurvatus* par les anthères 3 fois plus longues que dans celui-ci. — Ces espèces existent, l'une et l'autre, dans le nord du Maroc; ainsi, les collections du Musée bot. de Lund contiennent d'une part des échantillons du *L. incurvatus* récoltés par GANDOGGER à Rabat

et sur le Dj. Habibi, d'autre part des spécimens du *L. filiformis* recueillis, par le même botaniste, à Kas Faraoun (sub nom. »*L. incurvatus* Trin.»).

Monerma cylindrica [WILLD. Sp. pl. I, 1, p. 464 (1797), sub Rottboellia] COSS. & DR. Fl. d'Alg., Glum., p. 214 (1867). — La seule station marocaine connue jusqu'ici était Dj. Kebir près de Tanger. La plante se trouve cependant aussi à Kas Faraoun, d'après des exemplaires recueillis par GANDOGGER sous le nom de »*Lepturus filiformis* TRIN.» (Hb. Mus. Lund.).

Triticum ovatum [L. Sp. pl., ed. I, p. 1050 (1753), sub Aegilope] GODR. & GREN. Fl. de Fr., III, p. 601 (1856). — Aguedal près de Marrakech.

T. triunciale [L. Sp. pl., ed. I, p. 1051 (1753), sub Aegilope] GODR. & GREN. Fl. de Fr., III, p. 602 (1856). — Terrains cultivés à Demnat, c. 900 m.

Hordeum murinum L. Sp. pl., ed. I, p. 85 (1753). — Partout dans les plaines arides des environs de Marrakech.

Cyperaceæ.

Cyperus longus L. Sp. pl., ed. I, p. 45 (1753).

Subsp. *C. badius* DESF. Fl. atl., I, p. 45 (1798). — Guéliz, Oued Tensift etc. aux environs de Marrakech.

C. rotundus L. Sp. pl., ed. I, p. 45 (1753). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued; c. 1000 m.

C. distachyus ALL. Auctuar. ad fl. pedem., p. 48 (1789). — Aguedal près de Marrakech; Tagadirt N'Bourd. — 450—1100 m.

Scirpus litoralis SCHRAD. Fl. germ., I, p. 142 (1806).

Subsp. *S. thermalis* TRABUT in BATT. & TRAB. Fl. de d'Alg., II, p. 99 (1895). — Exs.: CHEVALLIER Pl. Sah. alg. n. 245. — Canaux d'irrigation à Marrakech; petite mare près de l'Oued Tensift, au nord de Marrakech.

Cette plante, qui n'avait été signalée jusqu'ici qu'à Aïn Salahin près de Biskra, en Algérie, présente à peu près le même aspect que le *S. lacustris* L. subsp. *S. Tabernæmontani* GMEL. A cause des soies hypogynes planes, dilatées vers le sommet et longuement plumeuses-ciliées, à cils ascendants, elle appartient cependant au groupe *Malacochate* (NEES) ROUY, et, en ce qui concerne les organes de la fleur, il coïncide exactement avec le *S. litoralis* SCHRAD. Il en diffère cependant par les tiges à faces convexes et à angles très mousses; quelquefois les tiges, qui atteignent souvent la hauteur de plus d'un mètre, ne sont que faiblement trigones, dans la moitié inférieure même presque cylindriques. — Les caractères tirés des dimensions et de la forme de l'akène, etc. (cfr. TRABUT, l. c.), ne sont pas constants: dans les échantillons marocains, de même que dans ceux de Biskra, distribués par CHEVALLIER, les akènes sont arrondis au sommet et pas plus gros que dans le *S. litoralis* type (Soc. dauph. n. 1396); de plus, je les ai trouvés plus ou moins obcordés dans certains spécimens de celui-ci [Castigneaux près de Toulon (Soc. helv. 1879, l. HUET)].

S. Holoschoenus L. Sp. pl., ed. I, p. 49 (1753). — Assez répandu aux environs de Marrakech.

Heleocharis palustris [L. Sp. pl., ed. I, p. 47 (1753), sub Scirpo] R. BR. Prodr. fl. N. Holl., I, p. 80 (1810). — Marais et canaux d'irrigation à l'ouest de Marrakech.

Carex divisa HUDS. Fl. angl., ed. I, p. 348 (1762). — Lieux un peu humides à Marrakech. — Les utricules ne sont pas suffisamment développés pour décider si la plante représente le *C. divisa* type ou bien la variété ou sous-espèce *chaetophylla* (STEUD.).

C. divulsa GOOD. in Trans. Linn. soc., II, p. 160 (1794). — Dans les palmeraies de Marrakech.

C. Halleriana ASSO Syn. stirp. arag., p. 133, tab. 9, f. 2 (1779).

Var. *Lerinensis* CHRIST in Bull. soc. bot. Belg., XXIV, 2, p. 14 (1885). — Pentes rocailleuses au-dessus d'Asni, c. 1100 m. — Sous une forme à tiges et feuilles très minces, longues de 3 dm., et à bractée engainante inférieure dépassant de 2 à 4 fois la longueur de l'inflorescence.

C. distans L. Syst., ed. X, p. 1263 (1759).

Var. *oranensis* [TRABUT in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 111 (1895), pro subsp.]. — *C. distans* f. *sinaica* KÜKENT. in ENGLER'S Pflanzenreich, IV, 20, p. 664 (1909), p. p.; vix *C. sinaica* NEES in STEUD. Syn. Cyp., p. 223 (1855). — *C. binervis* BATT. & TRAB. Fl. anal. & synopt., p. 346 (1902); non SMITH! — Canaux d'irrigation dans la palmeraie de Marrakech; ruisseau près de la route de Mazagan, à 2 ou 3 kilom. au nord-ouest de Marrakech. — Dans la dernière des deux localités mentionnées se trouvaient aussi des individus à épis femelles ramifiés, ayant à leur base jusqu'à 8 épis femelles secondaires.

Palmæ.

Chamærops humilis L. Sp. pl., ed. I, p. 1187 (1753). — Manque presque complètement dans les plaines des environs de Marrakech; reparait dans la région inférieure du Grand Atlas.

Araceæ.

Arum hygrophilum BOISS. Diagn. pl. or., fasc. 13, p. 8 (1853). — Exs.: SINT. & RIGO It. cypr. 1880 n. 129; BORNH. It. syr. II n. 12911. — Lieux humides dans la palmeraie de Marrakech.

La présence au Maroc de cette espèce, qui n'était connue jusqu'ici qu'en Syrie et dans l'île de Chypre, laisse supposer qu'elle existe aussi dans d'autres parties de l'Afrique du Nord. — Une espèce très voisine, également orientale, l'*A. rupicola* BOISS. Diagn. pl. or., fasc. 13, p. 7 (1853), qui plus tard a été considérée par BOISSIER (Fl. or., V, p. 38) comme une variété de l'*A. hygrophilum* mais qui est maintenue

au rang d'espèce par ENGLER, dans sa Monographie des Aracées [DC. Mon. Phan., Vol. II, p. 588 (1879)], a été rencontrée dans la Cyrénaïque (DURAND & BARRATTE Cat. rais. des pl. de Trip., p. 243). La plante marocaine n'appartient cependant pas à celle-ci mais correspond tout à fait aux échantillons de l'*A. hygrophilum* distribués dans les exsiccata cités ci-dessus. — Si l'espèce a passé inaperçue en Afrique, cela s'explique probablement par ce que les feuilles sont assez semblables à celles de l'*A. italicum* (lobe terminal cependant bien plus allongé) et que la spathe est relativement peu développée, longue de 8 à 12 cm. seulement. Du reste, l'*A. hygrophilum* est caractérisé par la spathe d'une couleur vert pâle, rougeâtre vers la base et sur les bords, et surtout par l'appendice, qui égale les $\frac{2}{3}$ de la spathe et qui est cylindrique dans toute sa longueur, non pas en massue¹.

Arisarum vulgare TARG.-TOZZ. Ann. mus. Fir., II, p. 266 (1810). — *Arum Arisarum* L. Sp. pl., ed. I, p. 966 (1753). — Marrakech, à l'état défléuri.

Lemnaceæ.

Lemna gibba L. Sp. pl., ed. I, p. 970 (1753). — Mares et fossés à Marrakech; à l'état de fleur.

Juncaceæ.

Juncus acutus L. Sp. pl., ed. I, p. 325 (1753), p. p.; ed. II, p. 463 (1762). — Bords des eaux à Marrakech.

J. maritimus LAM. Enc. méth., III, p. 264 (1789). — Canal d'irrigation au nord-ouest de Marrakech.

J. bufonius L. Sp. pl., ed. I, p. 328 (1753). — Lieux humides à Marrakech.

Subsp. *J. insulanus* Viv. Fl. cors. sp. nov., p. 5 (1824); ROUY Fl. de Fr., XIII, p. 252. — Marrakech; Oumenast. — Dans le Maroc septentr., à Dj. Habibi (Hb. Mus. Lund., leg. GANDOGGER sub nom. »*J. foliosis* DESF.»).

¹ Dans le Bull. d'hist. nat. de l'Afr. du Nord, tome XIII, p. 20 (1922), MM. BRAUN-BLANQUET & MAIRE ont décrit du Maroc (Fez, Taza, Oued Mikès) un *A. hygrophilum* subsp. *maurum*, qu'ils différencient de l'*A. hygrophilum* Boiss. par »foliorum lobis lateralibus multo majoribus; lobo terminali lobis lateralibus vix sesquilingiore, varius subduplo longiore, spathæ tubo sub anthesi extus virente, lamina tubo vix sesquilingiore; appendice parte floriferâ sesquilingiore». C'est sans doute la même plante qui a été rencontrée par moi à Marrakech. Dans mes échantillons, cependant, le lobe terminal de la feuille supérieure est deux ou même plus de deux fois plus long que les lobes latéraux (dans un échantillon: lobe term. 17 cm., lobes lat. 7,5 à 8 cm.; dans un autre: lobe term. 14 cm., lobes lat. 5,5 à 6,5 cm.); d'autre part, dans un spécimen de l'*A. hygrophilum* provenant du Liban (Hb. Mus. Lund., leg. BORNMÜLLER), le lobe terminal n'est que de moitié plus long que les lobes latéraux. Aussi en ce qui concerne la forme et la couleur de la spathe, etc., la plante de Marrakech ne diffère pas sensiblement de celle de l'Orient; ainsi, l'appendice égale, comme dans la dernière, deux fois la longueur de la partie fertile du spadice. A cause de ces faits il ne paraît guère possible de séparer la plante marocaine de l'espèce de BOISSIER. — (Note ajoutée pendant l'impression.)

Liliaceæ.

Asphodelus tenuifolius CAV. in Anal. cienc. nat., III, p. 46 tab. 27 (1824). — Répandu aux environs de Marrakech; Amismiz; Imin Tala. — 450—1400 m.

Allium Clusianum RETZ. ap. WILLD. Sp. pl., II, p. 79 (1799). — *A. subvillosum* SALZM. ap. ROEM. & SCHULT. Syst., VII, p. 1104 (1829). — *A. vernale* TINEO ap. GUSS. Fl. sic. prodr., suppl. I (1832). — Endroits herbeux à Demnat, c. 850 m.

Ornithogalum sessiliflorum DESF. Fl. atl., I, p. 295 (1798). — Lieux rocailleux à Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

O. narbonnense L. Amoen. ac., IV, p. 312 (1759). — Marrakech, commun dans les cultures.

Dipcadi serotinum [L. Sp. pl., ed. I, p. 317 (1753), sub *Hyacintho*] MED. in Act. ac. Theod. Palat., VI, p. 431 (1790). — En plusieurs stations des environs de Marrakech.

La plante croît ici assez souvent aussi dans les cultures. Dans ce cas, les hampes atteignent la hauteur de 6 à 7 dm., et les feuilles, qui atteignent une largeur de 1,5 cm., sont plus ou moins dressées, relativement minces et sans raie blanche au milieu; les pédoncules fructifères ont souvent une longueur de 1,5—2 cm. De telles formes correspondent à la description donnée par BATTANDIER [Contrib. à la flore atlant., p. 84 (1919)] des spécimens marocains du *D. fulvum* WEBB, qu'il considère comme spécifiquement distinct du *D. serotinum* d'Algérie. Seulement, dans la plante de Marrakech, les fleurs sont constamment couleur saumon ou orangées, tandis que dans celle décrite par BATTANDIER elles seraient « bien plus foncées, couleur vieille basane », et à pièces du périanthe moins scarieuses aux bords. — Je n'oserai exprimer une opinion décidée sur la valeur systématique du *D. fulvum* WEBB, dont je n'ai pas vu de spécimens authentiques, mais il ne paraît pas douteux que la forme dont je viens de parler ne soit due simplement à l'état plus favorable du terrain où elle pousse.

Muscari comosum [L. Sp. pl., ed. I, p. 318 (1753), sub *Hyacintho*] MILL. Gard. dict., ed. 8, n. 2 (1768). — Commun dans les cultures des environs de Marrakech.

Asparagus stipularis FORSK. Fl. æg.-arab., p. 72 (1775). — *A. horridus* L. fil. Suppl., p. 203 (1781). — Oued Tensift, etc., aux environs de Marrakech.

A. acutifolius L. Sp. pl., ed. I, p. 314 (1753). — Pentes broussailleuses à Asni, c. 1000 m.

Dioscoreaceæ.

Tamnus communis L. Sp. pl., ed. I, p. 1028 (1753). — Haies et broussailles à Marrakech, à Amismiz et à Demnat; 450—1000 m.

Iridaceæ.

Gladiolus segetum KER-GAWL. in Bot. Mag., tab. 719 (1804). — Commun dans les cultures des environs de Marrakech.

Iris Sisyrinchium L. Sp. pl., ed. I, p. 40 (1753). — Très commun dans les environs de Marrakech.

I. tingitana BOISS. & REUT. Pugill., p. 113 (1852). — *I. Fontanesii* BATT. in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., II, p. 41 (1895), ex descr.; an etiam GODR. in GREN. & GODR. Fl. de Fr., III, p. 245 (1855)? — *Xiphion tingitanum* BAKER in Journ. of bot., IX, p. 13 (1871) & in Gardener's Chronicle 1876, p. 623. — Pentes des montagnes, près de Demnat, c. 1000 m.

Les échantillons correspondent bien à la description détaillée donnée par BATTANDIER (l. c.) de l'*I. Fontanesii* GODR., spécialement aussi en ce que les feuilles caulinaires sont larges de 5 à 15 mm. et que le tube du périanthe a une longueur de 2 à 3 cm. Toutefois, je n'ose y appliquer la dénomination de GODRON, principalement parce que cet auteur, en comparant sa plante avec l'*I. Xiphium*, ne dit rien quant à la constitution différente du tube du périanthe. Dans sa description de l'*I. Xiphium* le tube de celui-ci est indiqué comme «extrêmement court», et il me paraît bien étrange que GODRON aurait omis de relever le caractère du tube prolongé de son espèce nouvelle, si celle-ci avait réellement présenté une différence si importante. De plus, GODRON indique l'*I. Fontanesii* non seulement en Algérie, mais aussi en Espagne, où il ne paraît exister aucune espèce du groupe en question qui, sauf l'*I. filifolia* BOISS., soit pourvue de périanthe prolongé en tube cylindrique. Pour ces raisons j'ai préféré me servir du nom de l'*I. tingitana* BOISS. & REUT., bien que je n'aie pas vu de spécimens authentiques. — L'*I. Fontanesii* GODR. a été identifié par BAKER, en 1871, avec l'*I. tingitana* B. & R., mais plus tard (Journ. Linn. soc., XVI, p. 123 & in Gard. Chron., l. c.) ce même auteur l'en sépare en attribuant des feuilles filiformes au premier, des feuilles linéaires-complicquées au dernier. La planche 5981 du «*Xiphion tingitanum*», dans le Botanical Magazine, qui représente une plante des environs de Larache, à feuilles larges de plus de 2 cm., correspond bien à nos échantillons de Demnat, excepté que les fleurs de ceux-ci sont d'une couleur bleu violet et non pas pourpre violet; cette planche a cependant été rapportée par BAKER, dans les deux mémoires que nous venons de citer, à l'*I. filifolia* BOISS., sous le nom de «*Xiphion filifolium* var. *latifolium* BAK.» — Il est évident que les matériaux dont on a disposé jusqu'ici ont été trop restreints pour permettre le débrouillement des formes du groupe en question.

Orchidaceæ.

Ophrys speculum LINK in SCHRAD. Journ., II, p. 324 (1799). — Pentes des montagnes à Amismiz, c. 1200 m. — Dans les collections du Musée bot. de Lund

se trouvent aussi des exemplaires provenant du Maroc septentrional: Dj. Habibi, leg. GANDOGER sub nom. » *O. fusca* LK.»

O. fusca LINK in SCHRAD. Journ. II, p. 324 (1799). — Pentcs des montagnes à Amismiz, c. 1200 m.

O. lutea CAV. Icon., II, p. 46 (1793). — Pentcs des montagnes à Amismiz, c. 1200 m.

O. araneifera HUDS. Fl. angl., ed II, p. 392 (1778). — Maroc septentr.: Guerouan, d'après des exemplaires recueillis en 1910—11 par GANDOGER, sub nom. » *Ophrys fusca* LK.» (Hb. Mus. Lund.).

Espèce nouvelle pour la flore de l'Afrique. — L'un des 4 individus attachés sur la feuille en question présente de l'intérêt au point de vue tératologique. Dans deux des trois fleurs de cet individu le gynostème a la forme d'une très forte colonne qui est canaliculée antérieurement et divisée presque jusqu'à la base en trois parties conniventes et pourvues chacune, sous le sommet brièvement rostré, d'une anthère complète; dans ces deux fleurs, dont le labelle est à peu près normal, je n'ai pas réussi à constater avec certitude le nombre des bursicules. Dans la troisième fleur, qui est la fleur supérieure de l'inflorescence (mais non une fleur terminale), le centre est occupé par une très forte colonne, solide et régulièrement triangulaire dans sa moitié inférieure, mais divisée dès le milieu en trois gynostèmes parfaits; dans cette fleur il y a indubitablement 6 bursicules. Cette fleur est du reste régulière aussi en ce qui concerne le périanthe, le labelle ayant la même forme que les deux autres pétales. Il y a donc lieu de supposer que la trimérie des organes sexuels ne provient pas simplement d'une tripartition du gynostème ordinaire, mais qu'il s'agit dans ce cas d'une actinomorphie plus ou moins parfaite, c'est-à-dire que, outre l'anthère médiane, deux anthères latérales sont devenues fertiles, et que, du moins dans la fleur supérieure, les deux stigmates latéraux ont pris un développement analogue à celui du stigmate médian. Il apparaît que l'ovaire n'a pas continué son développement après l'anthèse.

O. scolopax CAV. Icon., II, p. 46 (1793). — Pentcs des montagnes à Amismiz, c. 1200 m.

O. apifera HUDS. Fl. angl., ed. I, p. 340 (1762). — Dans la palmeraie de Marrakech.

Orchis papilionacea L. Syst. nat., ed. X, p. 1242 (1759).

f. *grandiflora* BOISS. Voy. Esp., II, p. 592 (1845). — Pentcs herbeuses à Asni, c. 1000 m. — Fleurs très grandes: casque 18—25 mm. de long; labelle 20—26 mm. de long, 19—24 mm. de large.

Neotinea intacta [LINK in SCHRAD. Journ., II, p. 322 (1799), sub Orchide] REHB. fil. De pollin. Orch., p. 20 (1852). — *Orchis atlantica* WILLD. Sp. pl., IV, p. 42 (1805). — Rochers calcaires au-dessus d'Amismiz, c. 1200 m.

Dicotyledoneæ.

Fagaceæ.

Quercus Ilex L. Sp. pl., ed. I, p. 995 (1753). — Tagadirt N'Bourd; Asni; entre Asni et Tahannaout. — 1000—1500 m.

Urticaceæ.

Urtica urens L. Sp. pl., ed. I, p. 984 (1753). — Assez commun aux environs de Marrakech.

U. pilulifera L. Sp. pl., ed. I, p. 984 (1753). — Haies et broussailles à Amizmiz, c. 1000 m.

Parietaria judaica L. Sp. pl., ed. II, p. 1492 (1763); BOISS. Fl. or., IV, p. 1149. — *P. ramiflora* MOENCH Meth., p. 327 (1794). — *P. diffusa* MERT. & KOCH Deutschl. Fl., I, p. 827 (1823). — Exs.: HELDR. Hb. gr. norm. n. 880, 881, 882; v. HAYEK Fl. stir. exs. n. 946. — Dans les palmeraies de Marrakech.

P. mauritanica DR. in DUCHARTRE Revue bot., II, p. 427 (1846—47).

Var. *diffusa* WEDD. Monogr. d. Urt., p. 513 (1856). — *P. maur.* γ. *minor* LGE. in WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., I, p. 253. — Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. n. 1485 & 1669. — Fentes des rochers du Dj. Guéliz près Marrakech.

Forskohlea tenacissima L. Mant. p. 72 (1767). — Pentes rocailleuses du Dj. Guéliz près Marrakech.

Santalaceæ.

Osyris lanceolata HOCHST. & STEUD. in Pl. exs. un. itin. (1832); DC. Prodr., XIV, p. 633 (1857). — *O. quadripartita* DESNE. in Ann. sc. nat., 2. sér., vol. VI, p. 65, tab. 6 (1836). — Pentes broussailleuses à Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

Dans certains échantillons des matériaux recueillis le fruit n'est pas globuleux, mais pyriforme, long de 9—10 mm.

Rafflesiaceæ.

Cytinus hypocistis L. Sp. pl., ed. I, p. 442 (1753), sub Asaro; Syst. nat., ed. XII, 2, p. 602 (1767). — Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

Polygonaceæ.

Emex spinosus [L. Sp. pl., ed. I, p. 337 (1753), sub Rumice] CAMPDERA Mon. d. Rum., p. 58, tab. I, fig. 1 (1819). — Assez répandu aux environs de Marrakech.

Rumex crispus L. Sp. pl., ed. I, p. 335 (1753); MEISN. in DC. Prodr., XIV, p. 44. — Aguedal près de Marrakech.

R. crispus L. × *pulcher* L. — *R. crispus* × *pulcher* TRIMEN in Journ. of Bot., XVII, p. 251 (1879), nomen solum; MURB. Contrib. fl. N.-O. de l'Afr., 2:me sér., p. 68 (Lunds univ. årsskr., N. F., Afd. 2, Bd. I & II, 1905), cum descr. — *R. pseudopulcher* HAUSSKN. in NYMAN Consp. fl. eur., suppl., p. 271 (1890), nom. solum; in Mitth. Bot. Ver. Thür., XI, p. 60 (1897). — Aguedal, près de Marrakech, avec les deux espèces génératrices.

Un seul pied observé, qui, de même que l'individu de Tunisie décrit par moi dans le travail cité ci-dessus, représente la combinaison du *R. crispus* L. et du *R. pulcher* L. var. *anodontus* HAUSSKN.

R. pulcher L. Sp. pl., ed. I, p. 336 (1753). — Lieux humides, très répandu aux environs de Marrakech.

Var. *anodontus* HAUSSKN. in Mitth. Thür. bot. Ver., N. F., Heft I, p. 34 (1891); MURB., l. c., III, p. 8 (1899). — Assez répandu aux environs de Marrakech.

R. conglomeratus MURR. Prodr. stirp. gotting., p. 52 (1770). — Aux deux stations du Maroc septentrional citées par PITARD (Explor. sc. du Mar., p. 93) à ajouter: Dj. Habibi, d'après un échantillon recueilli par GANDOGER sous le nom de *R. nemorosus* SCHRAD. (Hb. Mus. Lund.) — Le *R. nemorosus* SCHRAD. (= *R. sanguineus* L.), qui est rare déjà dans la partie septentrionale de la région méditerranéenne et qui manque dans le midi de l'Espagne, ne paraît pas exister dans l'Afrique du Nord. Il est vrai, qu'il y est indiqué par ASCHERSON & GRAEBNER (Synops., IV, p. 719) et par ROUY (Fl. de Fr., XII, p. 76), mais, à ce que je sache, il n'a été rencontré jusqu'ici ni au Maroc ni en Algérie-Tunisie, etc.

R. bucephalophorus L. Sp. pl., ed. I, p. 336 (1753).

Var. *gallicus* STEINH. in Ann. sc. nat., 2:e sér., IX, Bot., p. 200, fig. 1 & 2 (1838). — Pentès pierreuses du Dj. Guéliz près de Marrakech.

R. thyrsoïdes DESF. Fl. atl., I, p. 321 (1798). — Pentès pierreuses à Imi N'Ifri, près de Demnat, c. 1100 m.

R. tingitanus L. Sp. pl., ed. II, p. 479 (1762).

Dans le »*Spicilegium floræ maroccanæ*» de BALL (p. 650), se trouve inscrit, comme sous-espèce du *R. tingitanus*, un »*R. pictus* FORSK. (= *R. lacerus* BALB.)», que l'auteur avait rencontré aux environs de Mogador. BATTANDIER (Fl. de l'Algérie, p. 775) a cependant fait remarquer que la plante de BALL n'est pas identique avec le *R. pictus* FORSK. mais représente une forme du *R. tingitanus* L., que BATTANDIER (l. c.) caractérise par »feuilles pinnati- ou bipinnatifides» et qu'il y a nommée *R. ting. β lacerus* BATT. Déjà BOISSIER avait du reste mis en garde (Fl. orient., IV, p. 1017) contre la confusion des formes à feuilles profondément divisées du *R. tingitanus* avec ladite espèce orientale, nommée par lui *R. lacerus* BALB. — Toutefois on trouve énuméré, dans l'Exploration scient. du Maroc de PITARD, à côté du *R. tingitanus* L., encore un *R. lacerus*. Les citations se rapportent à la forme laciniée du *R. tingitanus*, mais la plante est considérée comme une espèce propre. A cause de

cela il paraît utile de remarquer que le *R. ting.* β *lacerus* BATT. ne représente qu'une variation insignifiante du *R. tingitanus* répandu dans le nord-ouest de l'Afrique, tandis que le *R. lacerus* BALB. (= *R. pictus* FORSK.?) est une espèce très différente, dont l'aire géographique est confinée en Orient (Palestine, Syrie, Egypte). Il se sépare au premier coup d'oeil du *R. tingitanus* non seulement en ce qu'il est annuel, mais surtout en ce que les valves sont pourvues d'une grosse callosité occupant toute la partie de la valve qui recouvre les facettes du fruit (dans le *R. tingitanus* la callosité manque entièrement.).

R. Papilio Coss. in Bull. soc. bot. Fr., XX, p. 260 (1873); BARRATTE in Coss. Illustr. fl. atl., VII, p. 105, tab. 165. — Assez répandu dans le sud-ouest du Maroc, au sud de l'Oued Oum er Rebia. Je l'ai trouvé à Bou Laouane, à Caïd Tounsi, à Ben Guérir et à Sidi bou Othman, puis sur les pentes pierreuses du Dj. Guéliz et en plusieurs autres endroits des environs de Marrakech, et enfin sur les rochers d'un ravin situé entre Oumenast et Amismiz. — 200—800 m.

En décrivant cette espèce excellente Cosson n'a probablement eu à sa disposition que des matériaux moins instructifs. Quoi qu'il en soit, sa description est devenue incorrecte à un certain égard, ce qui, à son tour, a provoqué une idée erronée sur les affinités et la valeur systématique de la plante. Ainsi, COSSON décrit l'espèce comme étant vivace et exprime l'avis qu'elle doit être placée à côté du *R. scutatus* L. BALL, qui paraît n'avoir disposé que d'un seul individu récolté par HOOKER, est de l'avis que la plante, abstraction faite de la forme des valves, ne se distingue que difficilement du *R. scutatus*, en raison de quoi il l'inscrit comme une sous-espèce de celui-ci en ajoutant: »forsan lusus singularis *R. scutati*». En réalité, la plante est toujours monocarpique: après la germination, produite par les premières pluies de l'hiver, la plante fleurit en Mars et en Avril, pour se flétrir et mourir déjà au mois de Mai. Du reste, comme l'a fait remarquer BARRATTE (Illustr., l. c.), elle est très distincte du *R. scutatus*, qui est vivace et dont les valves sont très entières et complètement dépourvues de callosité.

Les plus proches parents de la plante sont les espèces annuelles qui se groupent autour du *R. vesicarius* L. Elle leur ressemble en ce que les valves sont pourvues à la base d'une callosité de la même forme et des mêmes dimensions à peu près que chez elles, et que la caryopse est d'une couleur brun pâle, presque grisâtre. La plante doit être comparée en première ligne avec le *R. simpliciflorus* MURB., et le *R. vesceritensis* MURB., auxquels elle ressemble en ce que les pédicelles sortant de l'aisselle d'une même feuille bractéale sont libres entre eux, et non pas connés dans toute leur longueur comme dans les *R. vesicarius*, *planivalvis* et *roseus*. Elle est cependant très distincte de ces deux espèces-là par les valves, qui par suite d'une échancrure latérale très profonde donnent à la fleur l'aspect d'un papillon à ailes étendues, ainsi que par les feuilles supérieures, qui, bien plus étroites, présentent une ressemblance frappante avec celles du *R. acetosella* L. f. *vulgaris* MEISN. Du reste, elle diffère du *R. simpliciflorus* encore par le fait que la largeur des valves est de beaucoup plus grande que la longueur (dans le *R. simpliciflorus* leur

longueur dépasse au contraire beaucoup la largeur); comparée avec le *R. vesceritensis*, où la largeur des valves est plus grande que la longueur, l'espèce de Cosson s'en éloigne aussi en ce que les valves sont tout à fait dépourvues de la nervure marginale qui dans celui-là forme une bordure continue et cartilagineuse.

R. vesicarius L. Sp. pl., ed. I, p. 336 (1753).

Var. *rhodophysa* BALL in Journ. of Bot. 1875, p. 205 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 651 (1878); MURB. Die Vesicarius-Gruppe d. Gatt. Rum., p. 13 [in Lunds univ. årsskr., N. F., Afd. 2, Bd. 2, N:o 14 (1907)]. — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz et des autres collines situées au nord de Marrakech.

Ainsi que je l'ai fait observer dans le mémoire cité ci-dessus, la variété, qui habite les Iles Canaries et la partie occidentale du Maroc et qui diffère du type par ses feuilles aiguës, tronquées-cunéiformes à la base, par ses valves fructifères et ses caryopses plus grandes etc., présente des caractères moins accentués dans le territoire où son aire de dispersion avoisine celle du type de l'espèce. C'est ainsi que j'ai rencontré aux environs de Marrakech des individus qu'on pourrait rapporter au type aussi bien qu'à la forme des Canaries.

R. acetosella L. Sp. pl., ed. I, p. 338 (1753).

Subsp. **R. angiocarpus** MURB. Beitr. z. Kenntn. d. Fl. v. Südbosn. u. d. Herceg., p. 46 (1891) (Act. univ. Lund., tom. XXVII) & in Botan. Notis. 1899, p. 42. — Maroc septentr.: Cap Spartel, d'après des spécimens recueillis par GANDOGGER en 1910—11 (Hb. Mus. Lund.)

Les spécimens ont été rapportés par GANDOGGER au »*R. acetoselloides* BAL.» qui cependant, ainsi que je l'ai fait remarquer dans mes Contributions, III, p. 13 & 2:e sér., p. 69, n'existe pas dans le nord-ouest de l'Afrique. Le *R. acetoselloides* de BALANSA est, en effet, identique avec le vrai *R. acetosella* L., qui occupe le nord de l'Europe avec la Sibérie etc. et qui manque tout à fait au sud d'une ligne qui passe par la Grande-Bretagne et le centre de l'Europe. Dans le nord-ouest de l'Afrique, de même que dans la péninsule Ibérique et dans presque toute la France, il est remplacé par la sous-espèce *angiocarpus* (= *R. acetosella* BAL.), qui diffère du type en ce que les valves ne sont pas libres, mais étroitement soudées aux facettes du fruit.

Polygonum serrulatum LAG. Gen. & spec. pl., p. 14 (1816). — Canaux d'irrigation etc. à Marrakech.

Chenopodiaceæ.

Polycnemum Fontanesii DR. & MOQ. in DC. Prodr., XIII, 2, p. 335 (1849).

Subsp. **P. maroccanum**. — Nova subsp. — Planta herbacea, annua vel radice persistente perennans. Caules e collo radiceis numerosi, procumbentes, plurimi solo adpressi, alii breves, simplices, 3—10 cm. longi, alii ± elongati, ramis paucis vel numerosioribus plerumque biserialim dispositis muniti, usque ad 30 cm. longi, omnes fere usque ad basin foliis vigentibus instructi, teretiusculi, facie superiore ±

purpurascens, basin versus denique glabri, apicem versus tomentello-puberuli. Folia approximata sed, exepit illis ramorum juniorum, haud imbricata, suberecta vel erecto-patula (40° — 60°), rigida sed vix pungentia, subulato-lineararia, 6—10 mm. longa, in media parte 0,6—1 mm. lata, recta (rarius subrecurva), triquetra, facie superiore plana, facie inferiore leviter bicanaliculata et secus medium carinato-costata, apice subito in mucronem brevem angustata, versus basin marginibus subscariosis angustis instructa ideoque paululum dilatata, juniora ciliis sparsis obsita, adulta glaberrima sæpeque purpurascens. Prophylla scariosa, late ovata, carinato-costata, costa in aristam subrecurvam florem fructiferum superantem producta. Phylla perianthii late ovata, obtusa vel obtusiuscula, numquam aristata, subscariosa, uninervia, albida vel demum purpurascens, fructu maturo paulo breviora. Stamina 3; filamenta subulata, vix 0,5 mm. longa, basi annulo integro coalita. Stigmata lineararia, vix 0,5 mm. longa, ima basi connata. Fructus maturus 1,6—1,8 mm. longus, compresso-ellipsoideus, virescens vel apice purpurascens. Semen atrum, minutissime granuloso-papillosum, reniformi-ellipsoideum, lenticulari-compressiusculum, dorso obtusum, 1,5 mm. longum, 1—1,1 mm. latum, 0,5—0,6 mm. crassum, incisura umbilicali latiuscula.

Icon.: Tab. nostra III, excl. figg. b & c.

Aire géogr.: L'Atlas marocain. Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1,000 m.

La plante décrite ici s'éloigne des espèces européennes du genre en ce que les pièces du périanthe sont obtuses ou du moins ne sont pas mucronées. En ceci elle ressemble au *P. Fontanesii* DR. & Moq., dont elle se distingue cependant par les caractères suivants. La plante est herbacée, à tiges et rameaux étalés, couchés sur le sol, plus ou moins allongés et feuillés dans toute leur longueur (*P. Fontanesii* est un petit sous-arbrisseau à rejets courts et ascendants, seuls les plus jeunes feuillés, les autres nus et ligneux). Les feuilles sont moins rapprochées (dans le *P. Fontanesii* presque imbriquées), moins piquantes et un peu plus brusquement atténuées en mucron; du reste, elles présentent une forme plus distinctement triquetre, les marges étant plus saillantes et la côte de la face extérieure moins large que dans la plupart des échantillons que j'ai vus du *P. Fontanesii* [dans ceux des Bibans (l. LETOURNEUX) elles ont cependant la même forme que dans la plante décrite ici]. Quant à la constitution de la fleur, l'androcée diffère en ce que l'anneau qui réunit les 3 étamines est entier au bord supérieur (v. Fig. a), tandis que dans tous les matériaux du *P. Fontanesii* dont j'ai disposé le bord de cet anneau est pourvu de dents ou lanières alternes aux étamines (Figg. b & c); enfin, l'échancrure ombilicale de la graine est un peu moins étroite que dans le *P. Fontanesii*.

D'après la description originale du *P. Fontanesii* (l. c.), le nombre des étamines serait de 5. Je suis cependant porté à croire que cette indication provient de ce que les lanières dont je viens de parler ont été prises pour des filaments. Quoi qu'il en soit, j'ai constamment trouvé 3 étamines seulement aussi dans les fleurs du *P. Fontanesii*, et, puisque les lanières alternantes sont quelquefois assez courtes

et obtuses (Tab. III, c), j'ai cru devoir rattacher ma plante comme sous-espèce au *P. Fontanesii*, bien qu'elle en diffère totalement par le port.

Beta macrocarpa Guss. Fl. sic. prodr., I, p. 302 (1827). — Dans les palmeraies de Marrakech.

Chenopodium album L. Sp. pl., ed. I, p. 219 (1753). — Dans les jardins et palmeraies de Marrakech.

Atriplex Halimus L. Sp. pl., ed. I, p. 1052 (1753). — Terrain salé au nord de Marrakech.

Haloxyton articulatum [CAV. Ic. & descr., III, p. 43 tab. 284 (1794), sub *Salsola*] BUNGE in Mém. sav. étr. Pétersb., VII, p. 469 (1854). — Dans les plaines arides des environs de Marrakech.

Suæda maritima [L. Sp. pl., ed. I, p. 221 (1753), sub *Chenopodio*] DUM. Fl. Belg., p. 22 (1827). — Terrains salés au nord de Marrakech.

Aizoaceæ.

Aizoon canariense L. Sp. pl., ed. I, p. 488 (1753). — Assez répandu dans les plaines arides des environs de Marrakech.

A. hispanicum L., l. c. — Au pied du Dj. Guéliz près Marrakech.

Mesembryanthemum crystallinum L. Sp. pl., ed. I, p. 480 (1753). — Décombres etc., dans la ville de Marrakech.

M. nodiflorum L., l. c. — Dans les plaines arides des environs de Marrakech.

Portulacaceæ.

Portulaca oleracea L. Sp. pl., ed. I, p. 445 (1753). — Talus de la voie ferrée entre Marrakech et Oued Tensift.

Caryophyllaceæ.

Stellaria apetala UCRIA in ROEM. Archiv f. d. Bot., I, 1, p. 68 (1796). — Lieux cultivés à Marrakech.

Cerastium atlanticum DR. in DUCHARTRE Revue bot., II, p. 437 (1846—47). — Exs.: MURB. Pl. sel. fl. Afr. bor., n. 14. — Lieux marécageux au-dessus d'Amismiz, c. 1,200 m.

C. glomeratum THUILL. Fl. d. env. de Paris, ed. II, p. 226 (1779). — Dans les palmeraies de Marrakech.

C. echinulatum COSS. & DR. in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 148 (1888—90). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1,000 m.

Cette espèce n'a été connue jusqu'ici que dans deux ou trois stations algériennes. — Ainsi que l'a fait observer M. BATTANDIER (l. c.), la plante est voisine du

C. Riæi DESM. de la région montagneuse de l'Espagne et du sud de la France. En effet, elle lui ressemble par la pubescence très visqueuse, les bractées herbacées, les pédoncules plus courts ou du moins pas plus longs que la capsule mûre par le calice tronqué ou presque ombiliqué à la base, par les pétales et filaments glabres, et par la capsule égalant deux fois la longueur des sépales. Elle s'en distingue cependant nettement par ses pétales bifides presque jusqu'au milieu (dans le *C. Riæi* ils sont irrégulièrement échancrés ou bidentés seulement au $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{10}$ supérieur), ainsi que par les graines à couleur brun foncé (dans le *C. Riæi* brun très pâle) et à papilles bien plus saillantes, aiguës-pyramidales. Du reste, la plante est généralement plus robuste, à tiges moins rameuses-divariquées et à feuilles supérieures moins larges par rapport à leur longueur; enfin l'androcée n'est composée que de 5 ou 6 étamines, tandis que dans le *C. Riæi* les fleurs paraissent toujours être décandres.

C. pumilum CURT. Fl. londin., fasc. VI, n. 30 (1795—96); MURB. in Botan. Notis. 1898, p. 261. — *C. obscurum* CHAUB. ap. ST.-AMANS Fl. agen., p. 180 (1821). — Exs.: FRIES Hb. norm., f. IV, n. 54 (sub nom. »*C. glutinosum* FR.»); REICHB. Fl. germ., n. 2096; F. SCHULTZ Hb. norm., cent. I, n. 27 & cent. V n. 27 bis; KERNER Fl. exs. austr.-hung., n. 3249; Dörfl. Hb. norm., n. 4710 & 4711. — Maroc septentr.: O. Redem, d'après des échantillons recueillis par GANDOGGER, en 1910—11, et étiquetés »*C. luridum* GUSS.» (Hb. Mus. bot. Lund.).

C. fallax GUSS. Suppl. fl. sic. prodr., p. 139 (1832—43) & Fl. sic. syn., I, p. 508 (1842); CES., PASS., GIB. Comp. fl. ital., p. 783; MURB. Contrib. fl. Tun., I, p. 39 (Act. univ. Lund., tom. 33, 1897). — Exs.: MURB. Pl. sel. Afr. bor., n. 15.

Cette espèce, connue longtemps seulement en Sicile, paraît être répandue dans la partie occidentale de la région méditerranéenne. Dans mon travail cité ci-dessus, j'ai constaté qu'elle existe non seulement en Tunisie mais aussi dans un endroit du sud de l'Espagne. Plus tard, M. BATTANDIER m'en a envoyé des exemplaires de La Macta, en Algérie, avec la remarque que ces exemplaires représentent la plante nommée »*C. Gussonei* TOD.» dans la Flore de l'Algérie (p. 148). Enfin, les collections du Musée bot. de Lund contiennent encore des spécimens provenant du Portugal et du Maroc. Voici les stations, en dehors de la Sicile, où la présence de la plante a été constatée jusqu'ici. Tunisie. In summo monte Dj. Bargou, c. 1200 m. (MURB. $\frac{23}{5}$ 1903); in cacum. montis Dj. Serdj, c. 1375 m. (MURB. $\frac{31}{5}$ 1903); Maktar (MURB. $\frac{29}{5}$ 1896); in summo monte Kalaa-el-Harrat (MURB. $\frac{5}{6}$ 1896); Dj. Meghila (LETOURN. 1887, sub nom. »*C. semidecandrum* L.». — Algérie. Prov. d'Alger: Ben Chicao près Medéa (BATTANDIER, indetermin.). Prov. d'Oran: Sables à l'embouchure de la Macta (BATTANDIER avr. 1888, sub nom. »*C. Gussonei* TOD.». — Maroc: O. Redem (GANDOGGER 1910—11, sub nom. »*C. luridum* GUSS.». — Portugal. Porto: Gramide [SAMPAIO, jun. 1901 (Fl. lusit. exs. n. 1696, sub nom. »*C. semidecandrum* L.». — Espagne. Prov. d'Alicante: In pasc. supra pagum Calpe (PORTA & RIGO It. hisp. III. 1891 n. 134). Prov. de Malaga: Antequera (N. HJALM. NILSSON $\frac{16}{5}$ 1883, indet.).

L'espèce est voisine du *C. semidecandrum* L., auquel elle ressemble spécialement par ses pédoncules fortement réfléchis pendant le développement du fruit. Elle s'en distingue cependant par ses bractées, dont les inférieures sont foliacées, les supérieures seules étant pourvues d'une bordure scarieuse, par ses pétales très réduits, hyalins, n'atteignant que $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$ de la longueur des sépales, et par les graines à papilles plus saillantes, aiguës-pyramidales. — Il mérite d'être noté que dans le *C. semidecandrum* les pétales sont quelquefois presque aussi réduits que dans l'espèce en question. Une telle forme a été récoltée par SENNEN dans l'île S:te Lucie (Aude, France) et étiquetée par lui »*C. fallax* Guss.»; par ses bractées, dont même les inférieures sont petites et largement scarieuses aux bords, ainsi que par les graines à papilles très obtuses, cette forme se distingue cependant sans difficulté de l'espèce de GUSSONE, qui jusqu'ici n'a pas été rencontrée en France.

Sagina apetala ARD. Specim., II, p. 22, tab. 8 f. 1 (1764). — Oued Oum er Rebia; Marrakech.

Alsine campestris [L. Sp. pl., ed. I, p. 89 (1753) & in LÖFL. It. hisp., p. 121 (1758), sub *Minuartia*] FENZL in ENDL. Gen. pl. (1836—40). — Exs.: BAL. Pl. d'Alg. 1852, n. 562; BOURG. Pl. d'Esp. 1855, n. 2336. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

A. tenuifolia [L. Sp. pl., ed. I, p. 424 (1753), sub *Arenaria*] CRANTZ Instit. rei herb., II, p. 407 (1766). — Pentes rocailleuses au-dessus d'Amismiz, 1000—1200 m.

A. Funkii JORD. Pugill. pl., p. 36 (1852): WILLK. Ic. & descr., I, p. 107, tab. 70 f. A & in WILLK. & LGE. Prod. fl. hisp., III, p. 609. — Exs.: BÉNITZ Hb. europ. n. 7547 (l. REVERCHON Jul. 1892). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

Espèce nouvelle pour la flore de l'Afrique. — Mes échantillons sont un peu plus robustes que ceux d'Espagne distribués dans les exsiccata de BÉNITZ et présentent une certaine analogie de port avec de petits individus de l'*A. fasciculata* (L.) WAHLENB. (= *A. Jacquini* KOCH), mais pour le reste la plante marocaine coïncide si parfaitement avec l'*A. Funkii* d'Espagne que je n'ai pas hésité à l'y rapporter. Ainsi, les tiges sont étalées-ascendantes, rameuses dès la base et munies dans toute leur longueur d'une pubescence crépue; les feuilles, dilatées et trinerviées à la base, sont, de même que les bractées, densément ciliées sur les bords; les pédoncules, qui sont plus courts que les bractées sétacées mais qui égalent à peu près les sépales, sont glanduleux; le calice, également un peu glanduleux, est arrondi à la base et non pas subtronqué comme dans l'*A. fasciculata*; les pétales n'égalent que le tiers des sépales; les étamines sont au nombre de 5; la capsule égale ordinairement les $\frac{2}{3}$ du calice; enfin les graines sont finement tuberculeuses, à tubercules courts hémisphériques, exactement comme dans l'*A. Funkii*, et non pas munies de papilles allongées, cylindriques ou même en massue, comme dans l'*A. fasciculata*.

A ce propos, je ferai remarquer que la plante du sud du Tyrol distribuée par J. MURR, dans l'Herbarium normale de DÖRFLER, sous le nom d'*A. Funkii* (determ. HALÁCSY) ne peut pas être rapportée à cette espèce. Elle s'en éloigne non seulement par le calice à base tronquée (cfr. ASCH. & GRAEBN. Synops., V, 1, p. 714), mais

aussi par la capsule plus longue par rapport au calice et surtout par les graines pourvues de papilles allongées cylindriques. La plante, qui deux ans plus tôt avait été décrite par MURR (Deutsche bot. Monatschr. 1899, p. 21) sous le nom d'*A. Jacquinii* var. *tridentina*, constitue évidemment, conformément à l'opinion primitive de cet auteur, une variété ou peut-être plutôt une sous-espèce de l'*A. fasciculata*.

Dans son *Spicilegium fl. maroc.*, p. 365, BALL énumère un *A. fasciculata* qu'il avait rencontré dans la même partie de l'Atlas où ma plante a été récoltée. Puisque l'*A. fasciculata* est très rare déjà dans la région méditerranéenne de l'Europe et que BALL fait observer que sa plante diffère un peu du type européen de l'espèce, un examen de ses exemplaires aurait été souhaitable.

Arenaria emarginata BROT. Fl. lusit., II, p. 202 (1804); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 622. — Collines schisteuses-sablonneuses à Demnat, c. 900 m.

La plante diffère un peu des échantillons algériens et portugais dont j'ai disposé (BALANSA Hb. fl. eur. 1852, n. 19; Fl. lusit. exs., n. 1392) en ce que la capsule dépasse le plus souvent le calice et que les graines sont un peu plus grandes.

BALL, qui indique l'*A. emarginata* des environs de Tanger (*Spicil.*, p. 365), dit qu'il a toujours trouvé les pétales moitié plus longs que le calice. Dans la plante de Demnat, ils sont au contraire plus courts que le calice, conformément à la description de BROTERO, de WILLKOMM et de BATTANDIER.

A. serpyllifolia L. Sp. pl., ed. I, p. 423 (1753).

Subsp. **A. leptoclados** [RCHB. Ic. fl. germ., V, p. 32 f. 4941 β (1841), pro var.] GUSS. Fl. sic. syn., II, p. 824 (1843). — Entre Marrakech et Oued Tensift. — Forme très visqueuse.

Spergula flaccida [ROXBURGH Hort. bengal., 34 (1814) & Fl. indica, II, p. 447 (1832), sub *Arenaria*] ASCHERS. in Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., Jahrg. XXX 1888, p. XXXIV—XLIV (1889); MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 42 (1897). — Marrakech, répandu dans la plaine argileuse-sablonneuse; Oued Tensift.

Dans mes *Contrib. fl. Tun. etc.*, 2:e sér., p. 34 (1905) j'avais constaté la présence de cette espèce en Europe [Espagne: Cabo de Gata (leg. HJALMAR NILSSON)]. Elle se trouve aussi sur la côte européenne de la Mer Noire [Bulgaria: In arenosis ad Varna, maj. 1910, l. V. STRIBRNY (Hb. Mus. bot. Lund.)].

Dans mes *Contrib.*, I, p. 44, j'ai fait remarquer que le genre *Spergularia*, créé par PRESL en 1819, ne peut plus être maintenu, puisque le *S. flaccida*, qui a le port et les caractères extérieurs d'un véritable *Spergula*, possède constamment trois styles et trois valves capsulaires, et que le seul caractère générique dont on ait pu se servir pour distinguer les deux groupes disparaît par là même. Conformément à cette opinion DURAND & BARRATE énumèrent, dans leur «*Floræ libycæ prodromus*», les espèces tripolitaines de *Spergularia* sous le nom générique de *Spergula*, en mentionnant cependant qu'un des collaborateurs de l'ouvrage, M. ASCHERSON, s'y était opposé, et cela parce que »M. HEGELMAIER, l'embryologiste par excellence, a indiqué un bon caractère distinctif dans la forme de l'embryon qui est, dans les *Spergula*, annulaire ou enroulé en spirale, à partie cotylédonaire beaucoup plus

longue que la radicaire, tandis que dans les *Spergularia* il est courbé en crochet ou en fer à cheval, à cotylédons plus courts que la radicule [Voir HEGELMAIER in Württemb. nat. Jahreshfte, XLVI, p. 98 (1890)].

Il est vrai que, si l'on compare l'embryon du *S. arvensis* avec celui des *S. diandra*, *rubra*, etc., les différences indiquées sont très grandes. En comparant les *S. flaccida*, *vernalis* et *pentandra* avec les *S. fimbriata* et *marginata* on arrive cependant à un résultat bien différent. En effet, l'embryon des trois premières espèces n'est pas tout à fait annulaire, les bouts des cotylédons n'atteignant pas le bout de la radicule, mais plutôt courbé en fer à cheval, exactement comme dans les deux dernières espèces. Quant à la longueur de la partie cotylédonaire par rapport à celle de la partie radicaire, on constate également une conformité parfaite chez les cinq espèces mentionnées: ainsi, la partie cotylédonaire des *S. fimbriata* et *marginata* n'est nullement plus courte que la radicaire, comme le prétendent ASCHERSON et HEGELMAIER, mais au contraire un peu plus longue, précisément comme dans les véritables *Spergula* à graines aplaties; dans le *S. marginata* les cotylédons égalent même souvent deux fois la longueur de la radicule. Il est donc évident que les différences invoquées par ASCHERSON ne peuvent pas servir comme caractères génériques. — Dans le «Synopsis» d'ASCHERSON & GRAEBNER des feuilles opposées sont attribuées au *Spergularia*, des feuilles en faux-verticilles au *Spergula*. Les feuilles des rejets stériles produits à l'aisselle des feuilles caulinaires des *Spergularia* sont cependant, ou le sait bien, très souvent trop nombreuses et trop bien développées, pour qu'on puisse fonder un caractère générique sur cette différence.

S. fimbriata [BOISS. Diagn. pl. or., ser. II, fasc. 1, p. 94 (1854), sub *Spergularia*] Nob. — *Arenaria fimbriata* SALZM. Pl. exs., manuscr. — *Lepigonum fimbriatum* LANGE Pugill., IV, p. 298 (Naturh. For. vid. Medd., Copenh. 1865). — Fossés à Ber-Réhid.

S. salina [J. & C. PRESL Fl. cech., p. 95 (1819)] DIETR. Synops. pl., II, p. 1598 (1840). — Canaux d'irrigation à Marrakech. — Sous une forme à inflorescence abondamment glanduleuse, à fleurs médiocres, à capsule dépassant peu le calice, à graines toutes aptères.

S. longipes [LANGE Pugillus, IV, p. 296 (in Naturh. For. vid. Medd., Copenh. 1865), pro var. sub *Lepigono* (Vidi specim. authent.)] Nob. — *Spergularia rubra* γ. *longipes* WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 164; *Spergularia longipes* NYMAN Consp. fl. eur., p. 123 (1878); ROUY in Bull. Herb. Boiss., III, p. 224 (1895); ROUY & FOUC. Fl. de Fr., III, p. 307 (1896); *Spergularia Langei* FOUC. in sched. — Exs.: BOURG, Pl. d'Esp. 1863, n. 2382; HUT., PORTA & RIGO Ex itin. hisp. 1879, n. 696; REVERCH. Pl. de l'Andal. 1887, n. 129.

Cette plante, qui par certains auteurs est rattachée comme variété au *Spergula campestris* (ASCH.) Nob. ou au *S. rubra* (L.) DIETR., mérite évidemment d'être considérée comme une espèce spéciale. Elle est caractérisée par son inflorescence multiflore, lâche et diffuse, par ses pédoncules très ténus, presque capillaires, égalant le plus souvent 2 à 4 fois la longueur des sépales, par ses bourgeons ellipsoïdes, ob-

tus, rappelant ceux du *S. diandra* (Guss.) MURB., par ses pétales d'un beau rose lilacé dépassant le calice, par l'androcée composée de 5 à 10 étamines à anthères grandes et 2 à 3 fois aussi longues que larges, par la capsule pas ou à peine exserte, et par les graines qui à l'état mûr sont d'un brun très foncé ou noirâtres. — La plante est, du moins ordinairement, annuelle, et non pas perennante comme l'indique M. ROUY (ll. cc.).

L'espèce est évidemment très répandue au Maroc. Elle abonde dans les plaines arides à Marrakech, et je l'ai rencontrée aussi à Caïd Tounsi et à Oued Tensift. D'après des échantillons récoltés par GANDOGGER (Hb. Mus. Lund.) elle se trouve aussi à Fez, à M. Edris, à Dakhoula, à O. Kas Faraoun. A cette espèce appartiennent également des spécimens récoltés par ce même botaniste à B. Hassem et à Cap Spartel (sub nom. »*S. rubra*» PERS.).

S. diandra [Guss. Fl. sic. prodr., I, p. 515 (1827), sub *Arenaria*] MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 44 (1897) (in Act. reg. Soc. Physiogr. Lund., Tom. VIII). — Canaux d'irrigation etc., commun dans les environs de Marrakech.

Polycarpon tetraphyllum L. Syst., ed. X, p. 881 (1758—59); DC. Prodr., III, p. 376 (1828). — Exs.: CHOUL. Fragm. fl. alg. exs., n. 335; REVERCH. Pl. d'Alg., 1898, n. 397; ROSS Hb. sic., n. 833; KERNER Fl. exs. austr.-hung., n. 60; MAGN. Fl. sel. exs., n. 2194. — Commun dans les plaines arides des environs de Marrakech.

P. alsinifolium [BIV. Stirp. rar., manip. III, p. 7 (1813—16), sub *Hagea*] DC. Prodr., III, p. 376 (1828). — Exs.: ROSS Hb. sic., n. 535; MAGN. Fl. sel. exs., n. 2469; CHOUL. Fragm. fl. alg. exs., n. 577.

Dans son *Spicilegium*, p. 370, BALL décrit, des environs de Mogador etc., une variété *leiospermum* qui se distinguerait du type de l'espèce par »seminibus lævibus dorso leviter canaliculatis». Les graines du vrai *P. alsinifolium* sont cependant toujours lisses, et ce caractère est même le seul qui permette de distinguer avec quelque certitude le *P. alsinifolium* de l'espèce précédente. — Le *P. alsinifolium*, qui est de préférence une plante littorale, paraît manquer dans les environs de Marrakech, où le *P. tetraphyllum* est abondant. Un exemplaire marocain récolté par GANDOGGER sur le Dj. Zahroun et étiqueté par lui »*P. alsinifolium* DC.» appartient également au *P. tetraphyllum*.

Paronychia argentea LAM. Fl. fr., III, p. 230 (1779). — Pentes du Dj. Guéliz et plaines arides à Marrakech.

P. chlorothyrsa MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 48, tab. II f. 13 & 14 (1897) (in Act. reg. Soc. Physiogr. Lund., Tom. VIII). — *P. macrosepala* BALL in Journ. of Bot. 1875, p. 204 & in Journ. Linn. soc., XVI, p. 641 (1878); non BOISS. Diagn. pl. or., ser. I, n. 3, p. 11 (1843). — Exs.: MURB. Pl. sel. Afr. bor., n. 17. — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz près Marrakech.

P. capitata [L. Sp. pl., ed. I, p. 299 (1753), sub *Illecebro*] LAM. Fl. fr. III, p. 229 (1778); KERNER in Oest. bot. Zeitschr., XXVII, p. 21 (1877). — *P. nivea* DC. in LAM. Dict. enc. méth., V, p. 25 (1804). — Amismiz; Imin Tala. — 1000—1400 m.

P. Kapela [HACQUET Pl. alp. Carn., p. 8 (12), tab. 2 f. 1 (1782), sub Illecebros] KERNER in Oest. bot. Zeitschr., XXVII, p. 17 (1877). — *P. capitata* DC. in LAM. Dict. (1804); non LAM. Fl. fr. — *P. imbricata* RCHB. Fl. germ. exc., p. 564 (1832). — Maroc sept.: Guerouan, d'après des échantillons récoltés en 1910—11 par GANDOGGER, sous le nom de »*P. capitata* LAM». (Hb. Mus. Lund.).

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

Herniaria hirsuta L. Sp. pl., ed. I, p. 218 (1753).

Subsp. **H. cinerea** DC. in LAM. & DC. Fl. fr., suppl., p. 375 (1815). — Commun aux environs de Marrakech. — Dans mes spécimens les fleurs sont constamment pourvues de 2 étamines seulement.

Scleranthus polycarpus L. Cent. II pl., p. 16 (1756); Amoen. ac., IV, p. 313 (1759); Sp. pl., ed. II, p. 581 (1762).

Var. *Delortii* [GREN. ap. F. SCHULTZ Arch. fl. Fr. & All., p. 205, 206 (1852), pro sp.] ROUY Fl. de Fr., XII, p. 16 (1910). — Amismiz, dans les alluvions de l'Oued, c. 1000 m.

Silene venosa [GILIB. Fl. lithuan., II, p. 165 (1781), sub Cucubalo] ASCHERS. Fl. Prov. Brandbg., I, p. 86 (1864). — Moissons etc., à Marrakech.

f. *rubriflora* BALL Spicil. fl. mar., p. 356 (in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, 1878). — Avec le type. — Les pétales, décrits par BALL »brevissima, calycem vix excedentia», sont souvent aussi grands que dans la forme typique de l'espèce.

S. gallica L. Sp. pl., ed. I, p. 417 (1753). — *S. gall.* f. *genuina* ROHRB. Monogr. d. Gatt. Sil., p. 97. — Bou Laouane.

Var. *quinquevulnera* [L. Sp. pl., ed. I, p. 416 (1753), pro sp.] MERT. & KOCH Deutschl. Fl., III, p. 230 (1831). — Pelouses à Aguedal, près Marrakech.

S. tridentata DESF. Fl. atl., I, p. 349 (1798); ROHRB., l. c., p. 99. — Olive-raies, lieux incultes etc., à Marrakech.

S. nocturna L. Sp. pl., ed. I, p. 416 (1753). — *S. nocturna* α *genuina* ROHRB., l. c., p. 100. — Champs incultes à Marrakech.

S. Pomelii BATTAND. in Bull. soc. bot. Fr., XXXVIII, p. 219 (1891); Fl. anal. & syn. Alg. & Tun., p. 56 (1902) (Vidi specim. authent.). — Maroc sept.: Dj. Habibi, d'après des spécimens récoltés par GANDOGGER, en 1910—11, sous le nom de »*S. imbricata* DESF.» (Hb. mus. Lund.).

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

S. tagadirtensis. — Nova spec. — Planta annua, 2—4 dm. alta, unicaulis vel ima basi in caules 2—3 partita. Caules erecti vel basi adscendentes, inferne tantum foliati, mox in cincinnum elongatum producti, simplices vel ramo uno alterove florifero instructi, tota longitudine pilis brevissimis recurvis nec non trichomatibus glanduliferis patentibus duplo longioribus dense obsiti, basin versus insuper pilis longis albis confervoideis molliter villosi. Folia inferiora spathulato-oblonga, obtusa, in petiolum attenuata, superiora oblongo-lanceolata vel oblongo-linearia, obtusiuscula vel subacuta, omnia utrinque sat dense glanduloso-puberula et, præcique inferiora, saltem ad margines pilis longis confervoideis ciliata. Cincinnus semper

solitarius, sat laxus, vulgo 4—8-florus; rachis per totam longitudinem pilis brevissimis subrecurvis nec non trichomatibus glanduliferis patentibus paulo longioribus dense obsita; bractæ lineares, acutæ, glanduloso-puberulæ, margine ciliatæ, binæ infimæ inter se subæquales herbacæ, floris pedunculo subæquilongæ, cæteræ inæquales, altera herbacea pedunculum paulo superans altera submembranacea multo brevior. Pedunculi omnes glanduloso-puberuli, floris infimi longitudinem calycis æquans vel superans, rarius paulo brevior, cæteri sensim breviores. Flores ante anthesin subnutantes, postea erecti. Calyx 12—15 mm. longus, rectus, 10-nervius, basi haud umbilicatus, undique trichomatibus brevibus glanduliferis erecto-patentibus sat dense obsitus, insuper ad nervos pilis longioribus non glanduliferis sursum curvatis scabro-puberulus, sub anthesi subclavato-tubulosus, postea capsula accreta ovoideo-clavatus, apice attenuatus sed non constrictus; nervi virides vel rubescentes, fere usque a basi ramulosi, sepalini et commissurales superne venulis 1—3 conjuncti; dentes acuti, margine anguste membranaceo-ciliati, primo lanceolato-lineares, dein anguste triangulari-lanceolati, 4—5 mm. longi, demum conniventes, apicem capsulæ maturæ obtegentes. Carpophorum dense velutino-pubescent. Corolla alba, die (saltem coelo nubilo) expansa, 16—18 mm. diam.; unguis sat longe exserti, superne coaliti; limbi vix ad $\frac{2}{3}$ bifidi, lobis oblongis 2,5 mm. latis; appendices in tubum 1,3 mm. altum cohærentes, ad $\frac{1}{3}$ bilobatæ, lobis late ovatis. Staminum filamenta glaberrima. Capsula ovoideo-conica, basi rotundata, versus apicem sensim attenuata, carpophoro vix duplo longior, calycem non vel parum superans, fere usque ad apicem 3-locularis. Semina brunnea, reniformia, faciebus profunde curvato-excavata, dorso lato transversim striolato obtuse bicostata et inter costas obtuse canaliculata, canaliculo minutissime tuberculato. — Fl. & fructif. Majo.

Icon.: Tab. nostra IV.

Aire géogr.: Atlas marocain. Pentès rocailleuses à Tagadirt N'Bourd, près de la source; c. 1000 m.

Il ressort de la description donnée que cette plante appartient à la série des *Scorpioidæ* de ROHRBACH et au groupe du *S. obtusifolia* WILLD. Elle présente le plus d'affinités avec le *S. Pomelii* BATT. (l. c.), mais elle s'en distingue sans difficulté déjà par la pubescence différente de la région florifère et par la forme de la capsule. Ainsi, les poils glanduleux qui se trouvent en abondance sur les pédoncules et les calices de notre plante manquent tout à fait aux mêmes organes du *S. Pomelii*; la capsule, qui est ovoïde-conique, arrondie à la base et lentement atténuée au sommet, est dans le *S. Pomelii* cylindrique, presque tronquée à la base et brusquement contractée au sommet. Du reste, le *S. Pomelii* est plus robuste et plus hérissé dans le bas; ses feuilles sont un peu plus étroites et ses inflorescences moins lâches; le pédoncule de la première fleur n'atteint jamais la longueur du calice, tandis qu'il l'égale ou la dépasse dans la plante décrite ici; enfin, les dents calicinales du *S. Pomelii* sont un peu moins aiguës et, à l'état fructifère, non pas conniventes, mais, par suite de la longueur et de la forme cylindrique de la capsule, parallèles entre elles ou même divergentes au sommet. — Les fleurs du *S. Pomelii*

sont indiquées comme étant nocturnes (BATT. & TRAB. Fl. anal. & syn. de l'Alg. & Tun., p. 56); chez le *S. tagadirtensis*, qui fut récolté par un temps nuageux, il est vrai, elles étaient complètement épanouies vers 9 à 10 heures du matin.

Par la forme du calice fructifère et de la capsule, notre plante présente une certaine analogie avec le *S. obtusifolia* WILLD. (EXS.: PORTA & RIGO It. IV hisp. 1895, n. 524), qui s'en éloigne cependant par la forme toute différente des feuilles, par la villosité de toutes les parties de la plante, par les dents calicinales obtuses, ses fleurs roses, etc.

S. corrugata BALL in Journ. of Bot., 1872, p. 301 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 359 (1878). — *S. mogadorensis* COSS. in Bull. soc. bot. Fr., XXII, p. 55 (1875), nom. nud.; Ill. fl. atl., fasc. IV, p. 126 (1890). — Pentes rocailleuses à Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

J'ai hésité un peu à identifier ma plante avec celle de BALL, parce que la description de l'auteur est trop peu détaillée pour donner une idée claire de son espèce, qu'il déclare en outre voisine du *S. Pseudo-Atocion* DESF., représentant du groupe des *Dichasiosilene*. Toutefois, puisque COSSON, qui évidemment en a vu des exemplaires authentiques, rapporte le *S. corrugata* à son *S. mogadorensis*, et que, pour ce qui concerne les organes de la fleur, il y a une concordance parfaite entre les matériaux récoltés par moi et ceux figurés par COSSON (l. c., tab. 80 & 81), j'ai cru pouvoir rapporter ma plante à l'espèce décrite par les deux auteurs mentionnés. — Il est vrai que ma plante, pour ce qui regarde les organes végétatifs, diffère considérablement non seulement du *S. mogadorensis* type (COSS. l. c., tab. 80), qui a les bractées grandes, herbacées, mais aussi du *S. mogad. v. obtusifolia* (COSS. l. c., tab. 81), dont toutes les feuilles sont obovales-oblongues et obtuses, mais, précisément à l'égard des bractées et de la forme des feuilles, mes matériaux rentrent tout à fait dans la description du *S. corrugata* de BALL. — Il me paraît donc très probable qu'il s'agit ici d'une espèce qui se présente sous plusieurs formes assez différentes par le port, les feuilles et les bractées.

Quant à la nomenclature, le nom de *S. corrugata* a évidemment la priorité, la dénomination *S. mogadorensis* étant restée un «nomen nudum» jusqu'en 1890.

S. colorata POIR. Voy. en Barb., II, p. 163 (1789); ROHRB. l. c., p. 114.

f. *trichocalycina* FENZL Advers. 1850, ex ROHRB. l. c., p. 115. — Champs incultes à Ben-Guérir.

NB. — Dans les champs incultes entre Guéliz et Aguedal, à l'ouest de Marrakech, j'ai rencontré un *Silene* qui paraît appartenir au *S. colorata* mais que je n'ai pu identifier avec aucune des formes décrites jusqu'ici. Il est caractérisé par ses feuilles étroitement linéaires-oblongues, couvertes, comme les tiges droites, d'une pubescence courte et très fine, par son inflorescence composée ordinairement de deux cymes scorpioïdes et d'une fleur primaire située dans la dichotomie, par son calice fructifère peu renflé, rappelant celui du *S. glabrescens* COSS. (Ill. fl. atl., IV, p. 133, tab. 85) mais pourvue d'une pubescence fine et courte, par ses fleurs nocturnes à onglets longuement exserts et à limbes blanchâtres en dessous, d'un rose

très pâle en dessus, et par les graines à ailes relativement peu développées et faiblement ondulées.

S. apetala WILLD. Sp. pl., II, p. 307 (1799); ROHRB., l. c., p. 118. — Olive-raies etc., commun aux environs de Marrakech.

S. virescens Coss. Illustr. fl. atl., fasc. IV, p. 143, tab. 92 f. 1—9 (1890). — Pentes broussailleuses des montagnes, à Asni et à Tagadirt N'Bourd; 1000—1200 m.

S. rubella L. Sp. pl., ed. I, p. 419 (1753); ROHRB. l. c., p. 155. — Moissons, oliveraies etc., à Marrakech.

S. Muscipula L. Sp. pl., ed. I, p. 420 (1753); ROHRB. l. c., p. 170; MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 34, tab. I f. 12 (1897) (In Act. reg. Soc. physiogr. Lund., tom. VIII). — Moissons etc. des environs de Marrakech.

S. mellifera BOISS. & REUT. Diagn. pl. nov. hisp., p. 9 (1842)?; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., p. 139 (1888—90). — Rochers abrupts à Imi N'Ifri, près de Demnat, c. 1100 m.

Le *Silene* qui dans la Flore de l'Algérie de BATTANDIER & TRABUT est appelé *S. mellifera* et qui est répandu dans la chaîne atlantique, du Maroc jusqu'en Tunisie diffère à plusieurs égards de la plante d'Espagne d'après les spécimens distribués par BOURGEOU (Pl. d'Esp., n. 1787) et les descriptions données par BOISSIER & REUTER (l. c.), par ROHRBACH (Monogr. p. 215) et par WILLKOMM (Prodr., III, p. 665). Ainsi, les fleurs sont dressées, non pas penchées comme l'indiquent ROHRBACH et WILLKOMM, et les calices sont glabres et non à nervures un peu pubescentes; de plus, les onglets des pétales sont toujours exserts, non pas inclus, et leurs limbes d'un blanc pur, non pas d'un vert gai comme ils le seraient dans la plante espagnole d'après toutes les descriptions citées. Je n'ai cependant pas disposé de matériaux assez riches de la plante d'Espagne pour pouvoir trancher la question si la plante d'Afrique doit avec raison en être séparée.

Tunica angustifolia [POIR. Voy. en Barb., II, p. 164 (1789), sub *Silene*] BRIQUET Prodr. fl. Corse, I, p. 544 (1910). — *Gypsophila compressa* DESF. Fl. atl., I, p. 343, tab. 97 (1798). — *Tunica compressa* FISCH. & MEY. Ind. sem. hort. Petrop., IV, p. 50 (1837). — Collines calcaires au nord de Marrakech.

Vaccaria segetalis [NECK. Delic. gallo-belg., I, p. 194 (1768), sub *Saponaria*] GARCKE in ASCHERS. Fl. Prov. Brandbg., I, p. 84 (1864). — *Saponaria Vaccaria* L. Sp. pl., ed. I, p. 409 (1753). — Moissons etc., à Marrakech.

Velezia rigida L. Sp. pl., ed. I, p. 332 (1753). — Pentes rocailleuses à Demnat, c. 900 m.

Ceratophyllaceæ.

Ceratophyllum demersum L. Sp. pl., ed. II, p. 1409 (1763). — Marrakech, mares et canaux d'irrigation à l'ouest de la ville. — Sans fruits; la détermination un peu douteuse.

Ranunculaceæ.

Delphinium Cossonianum BATTAND. in Soc. d'hist. nat. Afr. du Nord, 1917 & Contrib. à la Flore atl., p. 6 (1919). — Maroc occid.: Mezabe, d'après un échantillon récolté en 1897 par ALPH. MELLERIO (Hb. Mus. Lund.).

D. halteratum SIBTH. & SM. Fl. gr. prodr., I, p. 371 (1806); HUTH Monogr. d. Gatt. Delph., in ENGL. Jahrb., XX (1895). — Lieux incultes etc., commun aux env. de Marrakech.

Extrêmement variable par le port, la forme des feuilles et de leurs lanières, la longueur et la direction des pédoncules, la couleur des fleurs, etc.

Clematis cirrhosa L. Sp. pl., ed. I, p. 544 (1753). — Pentes broussailleuses à Asni, c. 1100 m.

Ranunculus rupestris GUSS. Ind. sem. hort. Bocc., an. 1826; Fl. sic. syn., II, p. 44 (1843); MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 1 (1897). — *R. spicatus* COSS. Comp. fl. atl., II, p. 22 (1887), p. p.; non DESF. — *R. spicat.* var. *blepharicarpos* BALL Spicil. fl. mar., p. 305 et verisimiliter etiam *R. blepharicarpos* BOISS. Elench., p. 5 (1838). — Fentes de rochers calcaires à Asni, c. 1100 m.

La plante se trouve aussi dans le nord du Maroc, d'après des spécimens récoltés par GANDOGER, à Dj. Habibi, sous le nom de »*R. spicatus* DESF.» (Hb. Mus. Lund.). — La forme typique de l'espèce existe, du reste, aussi dans le sud de l'Espagne: des exemplaires récoltés à Antequera et à Yunquera, Convento de la Nieve (²⁹/₅ 1883), par mon ami et compatriote M. HJALMAR NILSSON, coïncident parfaitement avec la plante siculo-africaine.

R. flabellatus DESF. Fl. atl., I, p. 438, tab. 114 (1798). — *R. Chærophyllus* Var. β *flabellatus* COSS. Comp. fl. atl., II, p. 55 (1887). — Lieux herbeux à Amismiz, c. 1000 m.

R. macrophyllus DESF. Fl. atl., I, p. 437 (1798).

Subsp. **R. procerus** MORIS Fl. sard., I, p. 45, tab. 2 (1837—59), fide COSS. — *R. palustris* Var. γ . *procerus* COSS. Comp. fl. atl., II, p. 29 (1887). — *R. macrophyllus* β . *procerus* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 10. — Lieux humides à Aguedal, près Marrakech.

R. trilobus DESF. Fl. atl., I, p. 437, tab. 113 (1798). — Lieux humides, canaux d'irrigation etc., à Marrakech.

R. parviflorus L. Sp. pl., ed. II, p. 780 (1762); COSS. Comp. fl., atl., II, p. 35. — Lieux herbeux un peu humides, à Amismiz, c. 1000 m.

R. muricatus L. Sp. pl., ed. I, p. 555 (1753); COSS. Comp. fl. atl., II, p. 36. — Lieux humides, canaux d'irrigation etc., commun à Marrakech.

R. arvensis L. Sp. pl., ed. I, p. 555 (1753). — Moissons, à Amismiz, c. 1000 m.

Adonis æstivalis L. Sp. pl., ed. II, p. 771 (1762). — Imin Tala, c. 1300 m. — Pétales d'un rouge vif.

A. microcarpa DC. Syst., I, p. 223 (1818); COSS. Comp. fl. atl., II, p. 12 (α). — Base du Dj. Guéliz etc., à Marrakech. — Fleurs rouges ou citrines.

Papaveraceæ.

Hypecoum pendulum L. Sp. pl., ed. I, p. 124 (1753). — Champs arides entre Oumenast et Amismiz, c. 800 m.

Glaucium corniculatum CURT. Fl. lond., VI, p. 6, tab. 32 (1791—98). — Moissons, champs incultes etc., commun à Marrakech. — Fleurs ordinairement rouges.

Roemeria hybrida [L. Sp. pl., ed. I, p. 506 (1753), sub *Chelidonio*] DC. Syst., II, p. 92 (1821). — Moissons etc., à Marrakech.

Papaver Rhoëas L. Sp. pl., ed. I, p. 507 (1753); FEDDE in ENGL. Pflanzenr., IV, 104, p. 293. — Moissons etc., à Oumenast.

P. dubium L. Sp. pl., ed. I, p. 1196 (1753).

Var. *maroccanum* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 311 (1878); FEDDE l. c., p. 315. — Moissons etc., à Marrakech.

P. hybridum L. Sp. pl., ed. I, p. 506 (1753). — Terrains cultivés à Marrakech et à Oumenast.

Ceratocarpus heterocarpa DR. in PARLAT. Giorn. bot., I, p. 336 (1844). — *C. umbrosa* DR. in WALP. Ann. bot., II, p. 30 (1851—52); COSS. Comp. fl. atl., II, p. 75. — *Corydalis heterocarpa* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., p. 314 (1878); non SIEB. & ZUCC. — Broussailles entre Amismiz et Oucheffine, c. 1000 m.

Fumaria capreolata Sp. pl., ed. I, p. 701 (1753); HAUSSK. in Flora 1873, p. 539. — Haies, cultures etc., à Marrakech.

F. rupestris BOISS. & REUT. Pugill., p. 4 (1852), α ; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 27, α . — *F. agraria* Var. β . *rupestris* COSS. Comp. fl. atl., II, p. 90. — Rochers abrupts à Imi N'Ifri, près de Demnat; c. 1100 m.

Cette espèce n'avait pas encore été signalée au Maroc. Toutefois, il me paraît très probable que les *F. agraria* v. *elata* BALL et v. *atlantica* BALL ne sont en réalité que des formes du *F. rupestris* B. & R. Les diagnoses de ces variétés sont cependant si brèves qu'il n'est pas possible d'en conclure ce que l'auteur a eu en vue.

F. agraria LAG. El. hort. matrit., p. 21 (1816). — Haies, buissons etc., à Marrakech.

F. densiflora DC. Cat. hort. monsp., p. 113 (1813). — *F. micrantha* LAG. El. hort. matrit., p. 21 (1816).

Subsp. **F. bracteosa** POMEL Nouv. mat., p. 239 (1874). — Champs incultes etc., commun à Marrakech.

Cette plante, qui diffère du *F. densiflora* par ses feuilles 3—4 pinnatiséquées, à segments (même des feuilles basilaires) très fins, filiformes, mais courts et rapprochés, par ses sépales ovales ou ovales-lancéolés, plus étroits ou du moins pas sensiblement plus larges que la corolle, par l'éperon plus court, presque aussi large que long, et par son fruit plus nettement emarginé au sommet, rentre si bien dans la description du *F. bracteosa* de POMEL que j'ai cru devoir l'inscrire ici sous ce nom-là. — Par ses feuilles à laciniures extrêmement fines (rappelant celles du *Pla-*

tycapnos spicatus, mais plus courtes) et ses fleurs à éperon relativement peu développé, elle diffère aussi des échantillons du *F. densiflora* v. *Parlatoreana* Boiss. dont j'ai disposé¹.

F. parviflora LAM. Encycl., II, p. 567 (1786). — Très répandu aux environs de Marrakech; Oumenast; Tahannaout.

Capparidaceæ.

Capparis spinosa L. Sp. pl., ed. I, p. 503 (1753). — Pentcs broussailleuses à Asni, c. 1100 m.

Cleome violacea L. Sp. pl., ed. I, p. 672 (1753); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 746. — Rochers abrupts à Tagadirt N'Bourd, près de la source; c. 1000 m.

Espèce nouvelle pour la flore de l'Afrique. — Les graines, qui dans les échantillons récoltés ne sont cependant pas tout à fait mûres, sont un peu moins velues et un peu plus grandes que dans la plante européenne; toutefois, comme leurs dimensions sont assez variables chez celle-ci, il n'y a pas de doutes sur l'identité de la plante du Maroc avec celle de la Péninsule Ibérique.

C. amblyocarpa BARR. & MURB. in MURB. Contrib. fl. Tun. etc., 2:me sér., p. 25, tab. II, f. 1—4 (1905).

Aux stations signalées, l. c., je puis ajouter: Hammam Salahin près Biskra, où j'ai trouvé, en Mars 1921, de nombreux individus de la plante sur une colline située un peu au nord de l'établissement de bains.

Cruciferæ.

Lepidium sativum L. Sp. pl., ed. I, p. 644 (1753). — Cultures etc., à Oued Tensift.

Coronopus procumbens GILIB. Fl. lithuan., II, p. 52 (1781). — Canaux d'irrigation etc., à Marrakech.

Biscutella didyma L. Sp. pl., ed. I, p. 653 (1753).

Subsp. **B. apula** L. Mant., p. 254 (1767).

Var. *ciliata* [DC. Monogr. d. Bisc., n. 9 (in Ann. mus. d'hist. nat., XVIII, 1811), pro sp.]. — Champs incultes, à Marrakech.

B. brevicarata BATT. in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 39 (1888—90) & Atlas de la fl. d'Alg., fasc. II, tab. 15, B.

Var. **maroccana**. — Nov. var. — A typo differt siliculis multo minoribus, 12—14 mm. latis, basi emarginatis, superne truncatis vel paululum productis. — Bou Laouane, près de la gare.

¹ C'est évidemment cette même plante que M. BRAUN-BLANQUET a rencontrée à Sidi Bou Othmane (à 30 kilom. au nord de Marrakech) et décrite comme espèce nouvelle sous le nom de *F. emarginata* [Bull. d'hist. nat. de l'Afr. du Nord, tome XIII, p. 13 (1922)]. Il faudrait la comparer avec le spécimen type du *F. bracteosa* POMEL. (Note ajoutée pendant l'impression.)

De même que le type de l'espèce, la plante rencontrée par moi diffère du *B. auriculata* L. par ses fleurs moitié plus petites et par l'éperon minuscule des sépales latéraux. Ainsi, la longueur des sépales n'atteint que 4 à 5 mm., celle des pétales ne dépasse pas 7 à 8 mm., et l'éperon des sépales latéraux, qui est arrondi et très obtus, n'a que 0,5 à 1 mm. de long. Toutefois, je n'ai pu identifier mes échantillons avec le *B. brevicarata*, plante qui jusqu'ici n'a été rencontrée qu'à l'Oued-Okris, dans l'est de l'Algérie, et qui, d'après la description de M. BATTANDIER dans la Flore de l'Algérie (je n'ai pas vu la planche citée ci-dessus) est caractérisée par des silicules larges de 18 à 20 mm. et »régulièrement arrondies au sommet comme à la base». — Les faces de la silicule sont, dans ma plante, couvertes de papilles hémisphériques ou cylindriques très serrées; la marge est lisse et glabre.

Thlaspi perfoliatum L. Sp. pl., ed., I, p. 646 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 40. — Pentès broussailleuses à Amismiz, c. 1200 m.

Sisymbrium Irio L. Sp. pl., ed. I, p. 659 (1753). — Vieux murs à Tahannaout.

S. erysimoides DESF. Fl. atl., II, p. 84, tab. 158 (1800). — Entre Guéliz et Oued Tensift.

S. officinale [L. Sp. pl., ed. I, p. 660 (1753), sub *Erysimum*] Scop. Fl. carn., ed. II, 2, p. 26 (1772). — Vieux murs, décombres etc., à Marrakech.

S. runcinatum LAG. in DC. Syst., II, p. 478 (1821). — Champs incultes, décombres etc. à Marrakech. — Sous la forme *glabra* Coss. Notes pl. crit., p. 95 (1851).

Isatis tinctoria L. Sp. pl., ed. I, p. 670 (1753). — Pentès broussailleuses à Imin Tala, c. 1400 m.

Psychine stylosa DESF. Fl. atl., II, p. 69, tab. 148 (1800).

Var. *maroccana*. — Nov. var. — A typo differt petalis albidis nec albidopurpurascens, venis brunneo-violaceis nec atro-purpureis pictis, pedunculis magis erectis, fructu maturo 2—3-plo brevioribus, siliculis minus hispidis, modo 8—12 mm. latis, alis angustioribus et superne minus divaricatis. — Champs incultes, bords des champs de blé etc., à Marrakech et entre Marrakech et Oued Tensift.

La variété diffère du type de l'espèce non seulement par la couleur plus pâle des fleurs, mais par les pédoncules plus courts (dans le type ils dépassent la moitié de la longueur du fruit) et surtout par les silicules moins larges (dans le type larges de 12—18 mm.), les ailes étant bien plus étroites et moins divariquées au sommet; du reste, la partie moyenne du fruit est moins hispide que dans le type.

Carrichtera annua [L. Sp. pl., ed. I, p. 641 (1753), sub *Vella*] ASCHERS. in ASCH. & SCHWEINF. Illustr. fl. d'Eg., p. 42 (1887) (Mém. Inst. Eg., II). — *C. Vellæ* DC. Syst., II, p. 642 (1821). — Champs incultes etc., à Marrakech.

Eruca sativa LAM. Fl. fr., II, p. 496 (1805); Coss. Comp. fl. atl., II, p. 208 (α). — Champs incultes entre Oumenast et Amismiz.

Diplotaxis tenuisiliqua DÉL. Ind. sem. hort. monsp., p. 7 (1847). — *D. auriculata* DR. Atl. expl. sc. d'Alg., tab. 76.

Var. *rupestris* BALL Spicil. fl. mar. [in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 328 (1878)]. — Champs arides etc., commun aux env. de Marrakech.

Erucastrum incanum [L. Amoen. ac., IV, p. 281 (1759), sub Sinapide] Koch Syn., p. 56 (1837). — *Hirschfeldia adpressa* MOENCH Meth., p. 264 (1794). — Vieux murs, décombres etc. à Marrakech.

Pantorrhynchus. — Genus novum. — Sepala erecta, lateralia basi saccata. Petala longe unguiculata, limbo integro. Glandulæ hypogynæ 4, duæ laterales triangulari-hemisphæricæ, apice obsolete trilobatæ, duæ medianæ oblongæ, a dorso applanatæ. Filamenta staminum exappendiculatæ. Fructus indehiscens, e parte valvari brevissima et parte stylari demum valde elongata constitutus. Pars valvaris primo pauci-ovulata, denique monosperma vel asperma sed parte stylari vix tenuior; valvæ rudimentares, planæ, ovatæ vel ovato-orbitales, marginibus sese non attingentes nempe septo crassissimo in partem stylarem continuato disjunctæ, ideoque fructus haud biarticulatus. Pars stylaris cylindrica, versus apicem sensim attenuata, intus in locellos monospermos numerosos superpositos divisa et tota longitudine inter semina textu medullosa farcta. Semina omnia pendula, oblonga, compressiuscula, immarginata; cotyledones latæ, quam radícula paulo breviores, con-duplicatæ, apice emarginatæ; radícula in plicatura cotyledonari nidulans.

P. maroccanus. — Spec. nova. — Planta annua, 4—8 dm. alta. Caulis basi in ramos adscendentes, rectos vel flexuosos, paucifolios divisus, præcipue inferne pilis rigidis retrorsis plus minus hispidus. Folia inferiora aut pinnatifida, lobis lateralibus utrinque 2 vel 3, lobo terminali ovato, aut grosse et irregulariter dentato-lobata, utrinque saltem ad nervos pilis rigidis hispida vel subglabra; superiora ovato-lanceolata, grosse dentata, parce hispida vel subglabra; folia omnia petiolata, petiolo hispido vel glabrescente. Racemi multiflori, fructiferi laxi, valde elongati, sæpe flexuosi. Flores sub anthesi dense corymbosi; pedunculi calyce paulo breviores, post fecundationem eum æquantes vel paulo superantes. Sepala 6—8 mm. longa, viridi-violascentia, pilis sparsis patentibus vel reflexis hirsuta, lateralia basi saccata. Petala 15—17 mm. longa; limbus obovatus, pallide sulphureus, venis brunneis pictus, apice truncato-rotundatus; unguis c. 7 mm. longus, nervo brunneo-violaceo percursus. Stigma leviter bilobatum. Pedunculi fructiferi 10—12 mm. longi, 1,2—1,5 vel superne 1,8 mm. crassi, basi arcuato-adscendentes, apice inflexi. Fructus fere omnino e parte stylari constitutus, primo anguste linearis, dein lineari-cylindricus, a medio ad apicem sensim attenuatus, maturus 3 mm. crassus, 7,5—12 cm. longus, sæpius plus minusve arcuatus vel subflexuosus, inter locellos seminiferos 10—15 haud strangulatus; valvæ sat obsoletæ, planæ vel concaviusculæ, obscure trinerves, in fructu maturo tantum 2—5 mm. longæ, 1,5—2,5 mm. latæ, e septo crassissimo nunquam secedentes. Semina matura 1,7—1,9 mm. longa, 1—1,2 mm. lata, brunnea, lævia, etiam sub lente acriore vix vel minutissime foveolata. — Flor. & fructif. Majo.

Occurrit planta sub duabus formis. *α. leiocarpus*: fructus glaberrimus; *β. dasy-carpus*: fructus pilis retrorsis dense villosis-hispidus.

Icon.: Tab. nostra V & Fig. 2, a—c.

Aire géogr.: *Maroc*. Région inférieure du Grand Atlas. Amismiz. En abondance dans une jeune plantation d'oliviers un peu au sud du village (*α. leiocarpus*); des pieds isolés dans les alluvions de l'oued (*β. dasycarpus*). — 1000—1100 m.

Je n'ai pu rapporter cette plante à aucun des genres décrits jusqu'ici. Elle se distingue des *Brassica* et du *Rhynchosinapis* HAYEK [in Beiheft. Bot. Centralbl.,

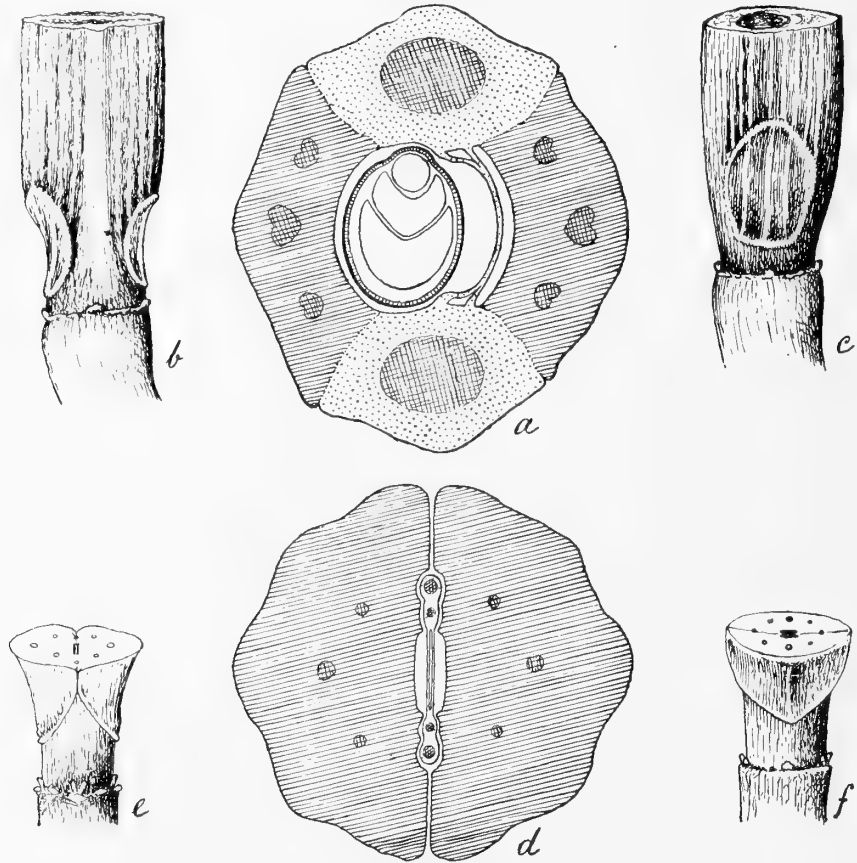


Fig. 2.

a—c *Pantorrhynchus maroccanus* MURB. — a Coupe transversale de la partie valvaire du fruit (les valves striées, la cloison pointillée). b Vue médiane, c vue latérale de la partie inférieure du fruit. — d—f *Raphanus Raphanistrum* L. — d Coupe transversale de la partie valvaire du fruit, au niveau de l'articulation (les valves striées, la cloison pointillée). — e Vue médiane, f vue latérale de la partie valvaire du fruit.

XXVII, 1, p. 260 (1911)] par son fruit indéhiscent, ses valves tout à fait rudimentaires et ses graines oblongues, non globuleuses. — Elle rappelle le genre *Raphanus* en ce que le fruit est formé presque entièrement par la partie stylaire, la partie valvaire étant très réduite, et qu'il est divisé intérieurement en locelles monospermes superposées. Elle s'en distingue cependant d'abord par la constitution très différente de la partie valvaire. Ainsi, dans le *Pantorrhynchus* (Fig. 2, a—c) cette

partie est formée en grande partie par la cloison placentifère, dont les bords sont très gros, tandis que les valves sont plus minces, même au bord supérieur, et n'occupent que les deux flancs d'une coupe transversale du fruit (Fig. 2, a). Dans les *Raphanus* (Fig. 2, d—f), au contraire, la cloison est subitement amincie vers le haut, où elle est complètement renfermée par les valves qui, supérieurement, sont très épaissies et occupent toute la périphérie et presque tout l'intérieur de la coupe transversale (Fig. 2, d). Puis, chez le *Pantorrhynchus* la partie valvaire n'est pas stérile primitivement, mais renferme de 2 à 4 ovules, et c'est seulement lorsque le fruit a atteint la longueur de 4 à 5 centimètres que ces ovules, par suite d'un prolongement des parties basilaires des placentas, montent, l'un après l'autre, dans la partie stylaire, de façon que, dans les fruits mûrs, la partie valvaire devient monosperme ou même asperme. Chez les *Raphanus*, au contraire, le fruit est dès l'origine absolument stérile dans sa partie valvaire. D'ailleurs il y a cette différence que dans le *Pantorrhynchus* les deux parties du fruit restent toujours en connexion l'une avec l'autre, grâce à l'épaisseur considérable de la cloison placentifère dont le prolongement constitue la partie stylaire du fruit, tandis que dans les *Raphanus* (sauf le *R. sativus*, où le fruit est charnu-spongieux) cette dernière partie se détache de l'autre, par suite d'une articulation (Fig. 2, e, f) produite au sommet de la partie valvaire, où la cloison est extrêmement mince. — Dans le genre *Emarthrocarpus* la partie valvaire du fruit est souvent séminifère, comme dans le *Pantorrhynchus*, mais la partie stylaire s'en détache régulièrement à la maturité, et les ovules logés dans cette partie ne sont pas penchés, comme dans le genre décrit ici, mais ascendants.

Nasturtium officinale R. BR. in Hort. kew., ed. II, IV, p. 110 (1812). — Fontaines & ruisseaux à Marrakech etc.

Quelques spécimens récoltés à Amismiz, dans les alluvions de l'oued, offrent un bel exemple de diaphyse et d'ekblastèse des fleurs. Les sépales et les pétales sont foliacés, pétiolés et souvent denticulés à la base de la lame; les étamines sont parfois à peu près normales, mais souvent plus ou moins transformées en phyllomes herbacés; le pistil, toujours longuement pédonculé, a quelquefois la forme d'un ovaire stérile et renflé, mais le plus souvent il est remplacé soit par une fleur constituée comme celle déjà décrite soit par une pousse végétative. Ce qui est d'un intérêt spécial, c'est qu'en même temps soit des fleurs secondaires plus ou moins transformées soit des pousses végétatives se sont développées non seulement à l'aiselle des sépales (Voir IRMISCH in Bot. Zeitung 1861, p. 319) mais aussi à l'aiselle des feuilles qui représentent les pétales (Cfr. MURBECK En säregen blomnomali hos Capsella [K. Svenska Vet.-Akad. Arkiv. f. Bot., Bd. 15, N:r 12, 1918]).

Ceratocnemum rapistroides Coss. & BAL. ap. Coss. in Bull. soc. bot. Fr., XX, p. 239 (1873); Comp. fl. atl., II, p. 317; Ill. fl. atl., p. 95, tab. 62. — Champs incultes, vieux murs, décombres etc., commun à Marrakech.

Hutchinsia petræa [L. Sp. pl., ed. I, p. 644 (1753), sub *Lepidio*] R. BR. Hort. kew., ed. II, IV, p. 82 (1812). — Rochers calcaires à Amismiz, c. 1200 m.

Capsella Bursa pastoris [L. Sp. pl., ed. I, p. 647 (1753), sub *Thlaspide*] MOENCH Meth., p. 271 (1794).

Var. *rubella* [REUT. in Bull. soc. Haller., p. 18 (1854), pro sp.]. — Pentes rocailleuses à Amismiz, c. 1200 m.

Vogelia apiculata [FISCH., MEY. & AVÉ-LALLEM. in Ind. VIII. sem hort. Petr. p. 68 (1842), sub *Neslia*.] VIERHAPP. in Österr. bot. Zeitschr. 1921, p. 167. — *Neslia thracica* VELEN. Fl. bulg., p. 47 (1891). — Moissons, à Marrakech.

Draba verna L. Sp. pl., ed. I, p. 642 (1753). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

D. muralis L. Sp. pl., ed. I, p. 642 (1753). — Amismiz, rochers calcaires, c. 1200 m.

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

Stenophragma Thalianum [L. Sp. pl., ed. I, p. 665 (1753), sub *Arabide*] ČELAK. Prodr. fl. Boehm., p. 435 (1875). — *Sisymbrium Thalianum* J. GAY. — Amismiz, pentes broussailleuses, c. 1100 m.

Arabis verna [L. Sp. pl., ed. I, p. 664 (1753), sub *Hesperide*] R. BR. Hort. kew., ed. II, IV, p. 105 (1812). — Pentes broussailleuses à Asni, c. 1000 m.

A. parvula DUFOUR in DC. Syst., II, p. 228 (1821). — Rochers calcaires à Amismiz, c. 1200 m.

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

Erysimum Kunzeanum BOISS. & REUT. in BOISS. Diagn. pl. or., ser. 2, n. 1, p. 27 (1853); COSS. Ill. fl. atl., p. 27, tab. 19. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m. — Sous une forme à siliques longues de 1,5 à 2 cm. seulement.

Alyssum campestre L. Sp. pl., ed. II, p. 909 (1763); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 48. — Champs arides etc., à Marrakech.

A. granatense BOISS. & REUT. Pugill., p. 9 (1852). — *A. calycinum* BALL Spicil.; non L. — Rochers calcaires à Amismiz, c. 1200 m.

A. alpestre L. Mant., p. 92 (1767).

Var. *serpyllifolium* [DESF. Fl. atl., II, p. 70 (1800), pro sp.] BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 320 (1878). — Rochers calcaires à Amismiz et à Asni; c. 1000—1200 m.

Les fleurs sont d'un jaune vif, et non pas plus pâles que celles du type de l'espèce, comme l'indique COSSON dans son Comp. fl. atl., II, p. 230.

Lobularia libyca [VIV. Fl. lib. specim., p. 34, tab. 16 f. 1 (1824), sub *Lunaria*] WEBB Phyt. can., I, p. 90 (1836—50). — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz près Marrakech.

Malcolmia Broussonnetii DC. Syst., II, p. 445 (1821) & Prodr., I, p. 188 (1824) & in DELESS. Icon. sel., II, tab. 60; COSS. Comp. fl. atl., II, p. 131. — Plaine sablonneuse à Sidi Yahia, entre Kénitra et Dar bel Hamri.

Mes échantillons diffèrent à plusieurs égards de la plante figurée par DELESSERT (l. c.): les tiges et les rameaux sont plus grêles, les feuilles bien plus étroites, linéaires et presque tout à fait entières aux bords, les siliques sont très minces,

presque filiformes, et les graines très petites; du reste, l'indument de la plante est bien plus dense qu'il de devrait être d'après la description de COSSON (l. c.)¹.

Matthiola tristis [L. Sp. pl., ed. II, p. 925 (1763), sub *Cheirantho*] R. BR. in Hort. kew., ed. II, IV, p. 120 (1812). — *M. perennis* CONTI in Mém. herb. Boiss., N:o 18, p. 58 (1900). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued; Imin Tala; Anerni. — 1000—1500 m.

Le *M. perennis* serait d'après CONTI une espèce qui dans le Maroc remplace le *M. tristis* (L.) B. BR. Dans la description, qui est basée sur des exemplaires sans fruit, on ne trouve cependant rien qui puisse servir à différencier les deux plantes. Les tiges du *M. perennis* sont indiquées comme aphyllées, ce qui réellement est le cas dans les échantillons rapportés d'Amismiz et d'Imin Tala, mais dans ceux d'Anerni, de même que dans des spécimens provenant de Tetouan et de Rabat, les tiges sont pourvues de feuilles plus ou moins nombreuses; d'autre part, l'auteur dit lui-même, p. 12 & 58, que le *M. tristis* se présente aussi, notamment dans la région montagneuse, avec des »pousses florifères aphyllées».

M. livida DC. Syst., II, p. 174 (1821) & Prodr., I, p. 134 (1824) & in DELESS. Icon. sel., II, tab. 12; COSS. Comp. fl. atl., II, p. 105; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 74. — *M. pseudoxyceras* CONTI in Mém. herb. Boiss., N:o 18, p. 71, p. p. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

D'après CONTI (l. c.), le *M. livida* DC. ne se trouverait qu'en Orient (Égypte, Arabie pétrée et Palestine); la plante serait une variété du *M. oxyceras* DC., espèce dont toutes les formes seraient restreintes à la flore de l'Orient. La giroflée appelée *M. livida* par les auteurs qui ont traité de la végétation du Nord-ouest de l'Afrique constituerait, avec d'autres formes, une espèce plus occidentale décrite par CONTI sous le nom de *M. pseudoxyceras*. Il ne m'a cependant pas été possible de séparer le *M. livida* du Maroc, de l'Algérie etc. de celui de l'Orient, et je n'ai pas réussi non plus à trouver, dans les descriptions de CONTI, par quels caractères l'auteur différencie son *M. pseudoxyceras* du *M. oxyceras* de DE CANDOLLE.

M. parviflora [SCHREIB. Iakttag. over vextrig. i Mar., p. 195 (in K. Danske Vid.-Selsk. Skrifter, I, 1801) & in SCHRAD. Journ., III, p. 369 (1801), sub *Cheirantho*] R. BR. in Hort. kew., ed. II, IV, p. 121 (1812). — Plaines arides à Guéliz, Menara, Aguedal etc. aux env. de Marrakech.

Resedaceæ.

Reseda myriosperma. — Nova spec. e sect. *Leucoreseda* DC., MÜLL. — Planta annua, 30—70 cm. alta. Caulis erectus subteres vel superne striato-subangulosus, e basi caules secundarios adscendenti-erectos emittens et superne ramis nonnullis suberectis instructus. Folia glabra, pinnatisecta; basilaria pauca, 6—12 cm.

¹ La plante est peut-être identique avec le *M. Broussonnetii* var. *canescens* MAIRE in Bull. d'hist. nat. de l'Afr. du Nord, tome XIII, p. 13 (1922).

longa, 1,5—2 cm. lata, petiolata, petiolo superne alato, segmentis 6—10-jugis, caulina media et superiora sessilia, 2,5—7 cm. longa, segmentis 4—8-jugis; segmenta foliorum omnium oblongo-lanceolata, obtusiuscula sed plerumque breviter apiculata, integra vel in margine inferiore (rarius etiam in superiore) segmento secundo prædita, pleraque \pm arcuato-porrecta, omnia in rachidem-decurrentia, plana vel subundulata, margine scabrida. Racemi multiflori, sub anthesi densiusculi sed satis tenues (10—12 mm. lati), versus apicem sensim attenuati ibique ob bracteas parum exsertas non vel vix comosi, fructiferi laxi, demum valde elongati. Bracteæ lineari-subulatæ, glabræ, albo-marginatæ, persistentes, pedunculo florifero paulo longiores, fructifero æquilongæ vel paulo breviores. Pedunculi floriferi 1,5—2 mm., fructiferi 3—4 mm. longi. Calyx pentamerus; sepala æqualia, lanceolato-linearita, acuta, glabra, albo-marginata, fructu maturo persistentia sed non accreta. Petala alba, magna, 4,5—6 mm. longa, sepalis dimidio — subduplo longiora; lamina omnium fere usque ad medium trifida, lacinia media lineari, lateralibus multo latioribus superne 2- vel interdum 3-lobis; unguis petalorum superiorum suborbiculatus, sæpius paulo latior quam longior, subconcavus, margine parce ciliatus, inferiorum rotundato-ovatus vel late ovatus, a lamina parum distinctus. Discus hypogynus mediocris, orbicularis vel transverse ovatus, extus concavus, marginibus papilloso-subvelutinus. Stamina sæpius 10, petalis dimidio-subduplo breviora, subæquilonga; filamenta lineari-subulata, lævia, glabra, persistentia, ad tertiam partem inferiorem in cupulam connata; antheræ permagnæ, usque ad 2 mm. longæ, lineari-oblongæ, partem liberam filamenti æquantem vel paulo superantes; grana pollinis (si bene evoluta) subglobosa. Ovarium oblongum vix stipitatum, ubique papillis acutiusculis obsitum, apice 4-dentatum, dentibus linearibus, longiusculis; placentæ 4 integræ; ovula numerosissima, 100 et ultra, in placentis 3—4-seriata, rarius 2-seriata, in quaque placenta 22—30. Capsula subsessilis, erecto-patula, 7—10 mm. longa, obtuse tetragona, cylindrico-oblonga, prope basin latior, versus apicem sensim attenuata sed vix constricta, glabra, papillis late pyramidalibus subacutis scabrido-verruculosa; dentes 4 lineari-triangulares, suberecti, etiam seminibus maturis vix divergentes. Semina minuta, vix 0,7 mm. longa, demum fusco-atra, opaca, ubique tuberculis minutis haud contiguis obsita. — Flor. & fructif. Apr.

Icon.: Tab. nostra VI.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Marrakech, dans les palmeraies.

La plante décrite ci-dessus a tout à fait le port et presque tous les caractères extérieurs du *R. tricuspis* Coss. & BAL in Coss. Illustr. fl. atl., fasc. III, p. 104, tab. 66 (1888). Elle s'en distingue cependant non seulement par son pistil toujours tetramère (dans le *R. tricuspis* il est, d'après Cosson (l. c.), constamment trimère, indication que j'ai pu vérifier sur des spécimens authentiques provenant de diverses localités), mais aussi par une série d'autres différences dans la constitution de la fleur. Ainsi, l'onglet des deux pétales supérieurs est orbiculaire ou un peu plus large que long, non pas ovale et plus long que large; les anthers, beaucoup plus grandes et plus allongées, égalent ou dépassent un peu la longueur de la partie

libre du filament, tandis que dans le *R. tricuspis* elles sont sensiblement plus courtes que cette partie; les ovules sont le plus souvent 3- ou 4-sériés, rarement 2-sériés, de 22 à 30 par placentas et par conséquent au nombre de 100 ou plus dans la capsule, tandis que dans le *R. tricuspis*, où ils sont 2- ou 3-sériés et de 12 à 15 par placentas, leur nombre total ne dépasse pas 50; les dents de la capsule mûre sont moins divergentes que dans le *R. tricuspis*, et les verrucules pyramidales-aiguës, non pas arrondies; enfin, les graines, qui par leur petitesse ressemblent à celles du *R. tricuspis*, en diffèrent très sensiblement par leurs tubercules espacés, non pas serrés.

Le *R. alba* L., qui par ses grands pétales blancs, etc., présente à peu près le même aspect que notre espèce, s'en éloigne considérablement déjà par ses ovaires pauci-ovulés (les ovules de 36 à 42 par capsules) et ses graines bien plus grandes, longues de 1,2 à 1,3 mm. — Les *R. propinqua* R. BR. et *R. decursiva* FORSK. diffèrent également par l'ovaire à placentas pauci-ovulés et par les graines sensiblement plus grandes. Du reste, ces deux espèces sont caractérisées, de même que le *R. Gayana* Boiss., par des capsules plus ou moins obovoïdes, tandis que dans la nôtre elles sont plus larges près de la base et insensiblement atténuées vers le sommet. Le *R. propinqua* diffère en outre par l'absence du disque hypogyne, le *R. decursiva* par les pédoncules fructifères très courts, et le *R. Gayana* par la capsule largement obovoïde, à dents extrêmement courtes et conniventes. — La description du *R. attenuata* BALL (in Journ. of Bot. 1873, p. 299 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 338, pl. XIV) est défectueuse en ce qu'elle ne donne de renseignements ni sur les graines ni sur la forme de la capsule, mais comme la plante est décrite vivace, et que les sépales sont indiqués «ovato-lanceolata» et les pétales «brevissima, calycem vix superantia, staminibus breviora», elle doit être très distincte de la nôtre.

R. Battandieri PITARD Explor. sc. du Mar., Bot., p. 9 (1913). — Moissons, lieux incultes, etc., à Ben Guérir et à Oued Tensift.

R. diffusa BALL. — (Species adhuc minus cognita). — Planta annua, basi in caules complures divisa. Caules adscendentes vel diffusi, 2—4 dm. longi, paucifoliati, subsimplices vel sæpius inferne ramosi, angulato-striati, præcique inferne pilis longis albis patentibus villosis-strigosi, rarius subglabri. Folia in petiolum plus minus elongatum attenuata, margine papilloso-scabra, ad nervos et in petiolo pilis longis albis parce strigosa, pleraque 3-partita, segmentis lanceolato-vel lineari-oblongis, obtusis, lateralibus in petiolum decurrentibus. Racemi floriferi laxiusculi, oblongi, fructiferi laxi et elongati, demum $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ caulis longitudinis occupantes. Bractæ anguste lineares, pedunculis floriferis paulo — subduplo, fructiferis 3—4-plo breviores. Florum pedunculi papilloso-scabriusculi, florendi tempore 3—5 mm. longi erecto-patuli vel patentés, sub fructu 8—15 mm. longi, patentés vel arcuato-deflexi. Calyx 6-sepalus; sepala persistentia, oblongo-vel lineari-spathulata, obtusissima, margine vix membranaceo ± papilloso-scabra, sub anthesi 3,2—4 mm. longa, postea ± accrescentia, 5—7 mm. rarius usque ad 10 mm. longa. Petala calyce breviora, superiora 2,8—3 mm., lateralia 2,5 mm., inferiora 2 mm. longa, omnia

ochroleuca, ungue marginibus ciliolato; unguis petalorum superiorum a medio ad apicem inflexus ideoque concavus, elliptico-orbicularis, lateralium rhomboideus planus, inferiorum minutus planus subquadrangularis; lamina petalorum superiorum longitudinem unguis vix superans, in media parte unguis vel paulo supra medium inserta, complicata, usque ad basin tripartita, lacinia media lateralibus duplo vel plus duplo breviora integra clavato-lineari, laciniis lateralibus superne ad $\frac{4}{5}$ inferne ad $\frac{2}{3}$ in lacinulas 5—6 uniseriatis lineares versus apicem valde dilatatas flabellatim partitis; lamina petalorum lateralium in margine superiore unguis inserta, bipartita, lacinia altera (= media petalorum superiorum) integra clavato-lineari, altera subduplo longiora ad $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ in lacinulas 5—6 uniseriatis lineares superne dilatatas flabellatim partita; lamina petalorum inferiorum integra linearis apice paululum dilatata. Discus hypogynus semi-orbicularis, adscendens, facie interiore margineque dense papillosus. Stamina plerumque 20—25, petalis paulo longiora; filamenta cito decidua, lævia, glabra, ima basi monadelpha, supra medium vix latiora; antheræ oblongo-suborbiculæ, basi profunde cordatæ; grana pollinis globosa. Ovarium profunde 3-dentatum, dentibus divergentibus; ovula in quaque placenta 9—11, biseriata. Capsula deflexo-pendula, 12—19 mm. longa, oblongo-obovoidea, trigona, 6-costata, ad costas papillis oblongis subacutis scabra, inferne in stipitem attenuata, ore vix angustata, 3-dentata, dentibus a basi lata triangularibus acutis. Semina matura 2 mm. longa, cinereo-atra, opaca, scrobiculato-rugosa. — Flor. & fructif. Mart.—Apr.

Syn.: *R. Phyteuma* L. subsp. *R. diffusa* BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 299 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 339 (1878).

Aire géogr. *Maroc mérid.* Sur plusieurs points entre le Dj. Guéliz et la ville de Marrakech; terrain calcaire.

La description donnée par BALL (ll. cc.) est basée sur des échantillons d'un *Reseda* récolté par G. MAW »in rupibus calcareis ab urbe Marocco septentrionem versus» et appartenant au groupe du *R. Phyteuma* L. mais caractérisé vis-à-vis de celui-ci par ses pétales courts et à laciniures »abrupte spathulatis (fere cochleariformibus)». C'est grâce à ces indications qu'il m'a été possible d'identifier avec le *R. diffusa* une plante rencontrée par moi dans les mêmes endroits. La diagnose de BALL étant pour le reste bien incomplète et en partie inexacte, j'ai cru devoir donner une description détaillée de la plante en question.

Le *R. diffusa* a tout à fait l'aspect du *R. Phyteuma*, auquel il ressemble aussi par ses calices plus ou moins accrescents; il se distingue cependant non seulement de cette espèce, mais aussi des espèces très voisines *R. collina* J. GAY et *R. media* LAG., par ses pétales bien plus petits, plus courts que les étamines et à laciniures largement dilatées vers le sommet, de même que par les dents plus allongées de la capsule. — Par la petitesse des pétales et la forme de leurs laciniures, le *R. diffusa* rappelle beaucoup le *R. arabica* Boiss., mais il s'en éloigne considérablement déjà par ses étamines caduques et ses capsules oblongues-obovoïdes, atténuées à la base, non pas ovoïdes-globuleuses et largement arrondies à la base.

R. Phyteuma L. Sp. pl., ed. I, p. 449 (1753); J. MÜLL. Monogr. d. Rés., p. 135.
— Imin Tala, c. 1400 m.

R. neglecta J. MÜLL. Monogr. d. Rés., p. 178 (1857) & in DC. Prodr., XVI, 2, p. 568; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 85.

Cette espèce, qui se distingue du *R. lutea* L. principalement par le nombre beaucoup plus grand des ovules (20 à 30 par placentas au lieu de 10 à 15), par ses capsules plus allongées, longues de 10 à 20 mm. au lieu de 8 à 12, et par ses graines bien plus petites (longues de 0,9—1,1 mm. seulement au lieu de 1,6—1,7), paraît être très répandue dans le sud-ouest du Maroc. Je l'ai rencontrée sur plusieurs points des environs de Marrakech et j'ai vu des spécimens provenant des localités suivantes: Oued Tizi (l. IBRAHIM, ¹⁹/₅ 1889); Tiferdin (l. IBRAHIM, ²³/₅ 1889); Arbalah (l. IBRAHIM, ²⁸/₅ 1889); Sidi-Ouassim (l. IBRAHIM, ¹⁴/₆ 1889); Bords de l'Oued Tamerahit, à 10 kilom. au N. d'Agadir (l. DE CAMPOU, ²/₇ 1885).

R. lanceolata LAG. Gen. & sp., p. 17 (1816); MÜLL. Monogr., p. 170, tab. VIII f. 115 & in DC. Prodr., XVI, 2, p. 572. — *R. lanc. var. constricta* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 340 (1878). — Pentes broussailleuses à Asni et à Imin Tala; 1000—1400 m.

La plante marocaine, qui, du moins souvent, est vivace (j'ai trouvé, sur plusieurs pieds, des tiges fructifères de l'année précédente avec des tiges florifères) et dont les feuilles moyennes sont ordinairement 3-séquées ou même 5-séquées, en ce que les segments latéraux portent quelquefois un segment secondaire au bord extérieur, diffère de la plante d'Espagne (BOURG., n. 1087; PORTA & RIGO It. II hisp., n. 47 & 287) par ses pédoncules plus longs et plus grêles, par l'ovaire à dents linéaires-cylindriques, et non pas grosses ovoïdes, et par la capsule à dents droites et triangulaires-aiguës, non pas très obtuses et un peu infléchies. La plante a été identifiée par BALL (l. c.) avec le *R. constricta* LAG., qui cependant, d'après la description (Descr. ic. ill., III, p. 6, tab. 8 [1864—66]), diffère par la capsule »infra dentes valde constricta». — Il mérite d'être examiné si la plante du Grand Atlas ne représente pas une variété ou une petite espèce spéciale au Maroc.

Crassulaceæ.

Sedum acre L. Sp. pl., ed. I, p. 432 (1753).

Subsp. *S. neglecta* TEN. Syll. fl. neap., p. 227 (1831); MURB. Contrib. fl. Tun. etc., 2:me sér., p. 46 (1905). — *S. acre var. atlantica* BATT. & TRAB. Fl. anal. & synopt. Alg. & Tun., p. 132 (1902). — Exs.: TOD. Fl. sic. exs. n. 268. — Rochers calcaires à Asni, c. 1100 m.

S. cæspitosum [CAV. Ic. & descr., I, tab. 69 f. 2 (1791), sub *Crassula*] DC. Prodr., III, p. 405 (1828). — Lieux arides, à Marrakech.

S. rubens L. Sp. pl., ed. I, p. 432 (1753); DC. Prodr., III, p. 405 (1828). — Champs arides etc., à Marrakech.

S. modestum BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 333 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 452 (1878), tab. XX. — Rochers ombragés etc., à Amismiz et à Imin Tala; 1200—1400 m.

D'après la description de BALL, les pétales seraient »pallide albo-rubentia». En réalité ils sont d'un jaune assez vif, avec des stries rougeâtres extérieurement, et ce n'est qu'après l'anthèse qu'ils deviennent plus pâles.

Cotyledon *Mucizonia* ORTEGA De nova quadam stirpe, seu Cot. Muciz. descr. (1772); BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 450. — *C. hispida* LAM. Enc. méth., Bot., II, p. 141 (1786). — *Umbilicus hispidus* DC. Prodr., III, p. 399 (1828); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 132. — Pentes rocailleuses à Demnat, c. 1000 m.

L'espèce se présente sous deux formes peut-être assez distinctes pour être considérées comme sous-espèces. L'une (BOURG. Pl. d'Esp. 1850, n. 665; HUT. PORTA & RIGO Ex itin. hisp. 1879, n. 1183; PORTA & RIGO It. IV. hisp. 1895, n. 183) est caractérisée par les calices pourvus de poils glanduleux très longs, dépassant de beaucoup la largeur des sépales, par les carpelles atteignant à la maturité presque la longueur de la corolle, et par les graines assez grandes; l'autre [BOURG. Pl. d'Esp. & du Portug. 1853, n. 1870 (Algarve)] a les poils du calice moitié plus courts, n'atteignant pas la largeur des sépales, les carpelles moins allongés et les graines plus petites. La première de ces formes serait, d'après PEREZ-LARA (cfr. WILLK. Suppl. prodr. fl. hisp., p. 213), le vrai *C. Mucizonia* d'ORTEGA, dont le travail ne m'a pas été accessible, tandis que l'autre est appelée par PEREZ-LARA *C. Mucizonia* β *hispida*. C'est à cette dernière forme qu'appartiennent les exemplaires de Demnat de même que les autres échantillons africains que j'ai pu examiner (Alg.: Oran, leg. FAURE; Maroc: Dj. Habibi, leg. GANDOGER).

C. Cossoniana BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 332 (pro subsp. *C. hispanicæ*) & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 451 (1878). — *Pistorinia breviflora* Coss. in Bull. soc. bot. Fr., XX, p. 247 (1873); non BOISS. Elench., p. 74 (1838). — *P. brachyantha* Coss. in Bull. soc. bot. Fr., XXII, p. 247 (1875). — Lieux incultes, moissons etc., assez répandu aux environs de Marrakech.

C. Umbilicus L. Sp. pl., ed. I, p. 429 (1753), p. p.; SM. Engl. bot. tab. 325.

Subsp. *C. horizontalis* Guss. Ind. sem. hort. Panorm. 1826, p. 4. — Lieux rocailleux: Dj. Guéliz etc. près Marrakech; Amismiz; Asni. — 450—1200 m.

Tillæa trichopoda FENZL ex BOISS. Fl. or., II, p. 767 (1872). — *T. alata* VIV. Pl. æg. dec., n. 19 (1831) ex BOISS. l. c. — Exs.: RUHMER Fl. cyr., n. 136. — Dans une oliveraie entre Guéliz et Marrakech.

Cette espèce, qui longtemps n'a été connue qu'en Orient (Egypte, Syrie, Perse), est sans doute très répandue dans la partie méridionale de la région méditerranéenne. Elle est signalée en Tripolitaine par DURAND & BARRATTE [Fl. lib. prodr., p. 99 (1910)] et au Maroc, sans localité précisée, par BATTANDIER [Contrib. fl. atl., p. 35 (1919)]. Les matériaux récoltés par moi à Sousse, en Tunisie, et déterminés »*T. muscosa* L.» [Contrib. fl. Tun., I, p. 83 (1897)] appartiennent également au *T. trichopoda*.

— L'espèce habite du reste aussi le domaine de la flore européenne: d'après des exemplaires distribués par ROSS, sous le nom de »*T. muscosa* L.», elle se trouve dans l'île de Pantelleria (l. ROSS, Avr. 1890; Hb. Mus. Lund.).

T. Vaillantii WILLD. Sp. pl., I, p. 720 (1797). — *Bulliarda Vaillantii* DC. Ic. pl. grass., tab. 74; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 324. — Petite mare à l'ouest de la ville de Marrakech.

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

Saxifragaceæ.

Saxifraga globulifera DESF. Fl. atl., I, p. 342, tab. 96 f. 1 (1798).

Var. *gibraltarica* SER. in DC. Prodr., IV, p. 31 (1830). — Pentes rocailleuses à Amismiz, c. 1200 m.

S. granulata L. Sp. pl., ed. I, p. 403 (1753). — ENGL. Monogr. Sax., p. 96 (1872).

Var. *glaucescens* [BOISS. & REUT. Pugill., p. 131 (1852), pro sp.] ENGL. l. c., p. 98. — Exs.: Fl. lusit. exs., n. 521; REVERCH. Pl. d'Esp. 1892, n. 725; 1894, n. 725; PORTA & RIGO It. IV. hisp. 1895, n. 191; MAGNIER Fl. sel. exs., n. 3002. — Amismiz, rochers calcaires; c. 1200 m.

C'est évidemment à tort que M. BATTANDIER (Fl. de l'Alg., I, p. 335) rapporte le *S. granulata* de BALL (Spicil. fl. mar.) au *S. atlantica* B. & R. Les localités citées par BALL sont situées dans la même région du Grand Atlas que la station indiquée ci-dessus, et les matériaux que j'y ai recueillis coïncident exactement avec la race du *S. granulata* qui habite la région montagneuse de l'Espagne et du Portugal. Les localités du Grand Atlas se relient à celles de la Péninsule Ibérique par la station de Mont Edris, d'où j'ai vu des spécimens recueillis par GANDOGER (Hb. Mus. Lund.).

S. tridactylites L. Sp. pl., ed. I, p. 404 (1753), α . — Lieux rocailleux, à Demnat, à Amismiz, à Anerni; 1000—1500 m.

Rosaceæ.

Rubus discolor WEIHE & NEES Rubi germ., p. 46, tab. 20 (1822). — Haies et broussailles à Marrakech et à Amismiz; 450—1000 m.

Potentilla reptans L. Sp. pl., ed. I, p. 499 (1753). — Lieux ombragés, un peu humides: Marrakech et Demnat; 450—1000 m.

Alchemilla floribunda MURB. Contrib. fl. Tun., IV, p. 31 (1900), in Act. reg. soc. physiogr. Lund., tom. XI. — *Aphanes cornucopioides* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 308, α ; non LAG. — *A. arvensis* BATT. & TRAB. Fl. anal. & syn., p. 124; non L. — Exs.: MURB. Pl. sel. Afr. bor., n. 30. — Pentes herbeuses et broussailleuses à Amismiz, c. 1200 m.

L'espèce n'avait pas encore été signalée au Maroc.

Agrimonia ?odorata MILL. Gard. dict., ed. VIII, n. 3 (1768). — Dans une plantation d'oliviers à Marrakech; un seul pied dont les fruits n'étaient pas suffisamment développés pour permettre une détermination exacte.

Poterium ancistroides DESF. Fl. atl., II, p. 346, tab. 251 (1800). — Pentes rocailleuses à Imin Tala, c. 1400 m.

Les matériaux recueillis diffèrent du type de l'espèce (BATT. & TRAB. Pl. d'Alg. 1886, n. 318; REVERCH. Pl. d'Alg. 1898, n. 333; BÆNITZ Hb. europ., n. 10504) par ses folioles pourvues en dessous de soies apprimées plus ou moins serrées et par ses fruits à peine deux fois aussi longs que larges (1,6 mm. sur 3 mm. au lieu de 1 à 1,2 mm. sur 3,3 à 4 mm.), les mieux développés à 4 côtes bien marquées et à faces fortement sculptées par des crêtes anastomosées circonscrivant des alvéoles arrondies assez profondes.

BALL a décrit un *P. anceps* (Journ. of Bot. 1873, p. 332 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 445) qu'il avait rencontré dans la même région du Grand Atlas et qu'il différencie du *P. ancistroides* DESF. par »foliis in pagina inferiore sericeo-villosis» etc. Les achaines de cette plante sont décrits »ancipitia, ad angulos laterales alata, ad anteriorem et posteriorem costis subobsoletis vix prominentibus prædita». Dans la plante rencontrée par moi, les fruits moins bien développés présentent souvent une forme semblable à celle décrite par BALL, et si l'auteur n'avait pas attribué des tiges feuillées à son espèce j'aurais été porté à croire qu'il n'en avait vu que des fruits imparfaitement développés et que les deux plantes étaient identiques.

P. Magnolii SPACH in Ann. sc. nat., sér. 3, V, p. 38 (1846). — Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. 1850, n. 655; 1854, n. 2131. — Pentes broussailleuses à Amismiz et à Imi N'Ifri près Demnat; 1000—1200 m.

P. polygamum WALDST. & KIT. Pl. rar. Hung., II, p. 217, tab. 198 (1805). — *P. muricatum* SPACH l. c., p. 36. — Lieux ombragés à Marrakech. — Sous une forme qui se rapproche du *P. alveolosum* SPACH (l. c., p. 38) par ses fruits à ailes plus épaisses et à faces sculptées par des saillies plus grosses et moins aiguës; tiges hautes de 5 à 10 dm., velues inférieurement ainsi que les pétioles; folioles glabres, molles, glauques en dessous.

Rosa sempervirens L. Sp. pl., ed. I, p. 492 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 299. — Haies, broussailles etc., à Marrakech et à Amismiz.

R. canina L. Sp. pl., ed. I, p. 491 (1753). — Broussailles, à Marrakech. — Sous une forme qui coïncide avec la description du *R. canina* γ *dumalis* (BECHST.) CRÉP. in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, Append., p. XVIII. Les pétales sont blancs.

Leguminosæ.

Acacia gummifera WILLD. Sp. pl., IV, p. 1056 (1805); Coss. Illustr. fl. atl., fasc. VI, p. 48, tab. 128. — Se trouve par pieds isolés dans les plaines arides à

Sidi Bou Othman, à Oued Tensift et à Marrakech; plus fréquent entre Oumenast et Amismiz et entre Amismiz et Oucheffene. — 300—1000 m.

Anagyris foetida L. Sp. pl., ed. I, p. 374 (1753). — Pentes broussailleuses à Demnat, c. 900 m.

Lotononis maroccana BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 302 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 394, tab. 15 (1878). — Demnat, c. 1000 m.

Argyrolobium argenteum [L. Sp. pl., ed. I, p. 740 (1753), sub *Cytiso*] WILLK. in WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 464 (1880).

Subsp. *A. fallax* BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 302. — *A. Linnæanum* var. *fallax* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 396 (1878). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

La plante diffère du type de l'espèce non seulement par les caractères indiqués par BALL, mais aussi par l'étendard dont la lame n'est que 2 fois aussi longue que l'onglet (dans l'*A. argenteum* 3 fois aussi longue) et par les ailes qui ne dépassent la carène que de 0,5 à 1,5 mm. (dans l'*A. arg.* de 2 à 3 mm.). Elle constitue évidemment une petite espèce, peut-être spéciale au Maroc.

Adenocarpus anagyriifolius Coss. & BAL. in Bull. soc. bot. Fr., XX, p. 246 (1873) & in Coss. Ill. fl. atl., fasc. V, p. 35, tab. 119 (1892); BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 397. — Pentes broussailleuses à Tagadirt N'Bourd et à Demnat; 1000—1200 m.

Genista demnatensis. — Species adhuc non descripta. — Fruticulus dumosus, 3—6 dm. altus, subglobosus, ramosissimus. Rami rigidi, furcis 8—10 ornati, alii suberecti, alii patentés vel arcuato-deflexi; rami vetuli glaberrimi, cortice stramineo demum cinereo; ramuli novelli sericeo-puberuli demum glabrescentes, conferti, alterni vel interdum fasciculati, alii steriles breves (c. 3—6 cm. longi), erectopatuli vel subrecurvi, simplices vel ramosi, apice demum subspinescentes, alii fliferi recti stricti, sterilibus longiores (c. 6—9 cm.). Folia sessilia 1-foliolata alterna; foliolum 5—12 mm. longum, utrinque sericeo-pubescent, lineari-vel spathulato-oblongum, sæpius plus minus involutum, florendi tempore persistens; stipulæ spiniformes, 1—2 mm. longæ, patentés. Florum capitula ante anthesin hemisphærica, sub anthesi et postea exacte globosa, plerumque 8—15-flora. Bracteæ præcipue marginibus pilis longis albis subtomentoso-hirsutæ, florum infimorum calycem subæquantes, subherbaceæ, lanceolatae, basi apiceque longe attenuatæ, florum mediorum et summorum calyce multo breviores, submembranaceæ, anguste lanceolato-lineares. Præphylla tubum calycinum paulo superantia, submembranacea, linearia, dense tomentoso-hirsuta. Calyx pilis longis albis dense villosio-hirsutus, obconico-campanulatus, subbilabiatus; labium superius inferiori subæquilongum, bipartitum, lobis supra basin ovato-triangularibus elongato-linearibus; labium inferius fere usque ad basin in dentes 3 lineares tubo æquilongos vel paulo longiores partitum. Corolla flava, post anthesin marcescens longe persistens; vexillum alas carinamque non vel parum superans, glaberrimum, late ovatum, apice late rotundato distincte emarginatum; alæ carinam longitudine et latitudine subæquantes, cultriformi-oblongæ, obtusæ, in

margine inferiore versus basin limbi ciliatæ, cæterum glaberrimæ; carina cultriformi-oblonga, obtusa, in anteriore parte, præcipue versus marginem inferiorem, sericeo-pubescent. Ovarium oblique ovatum, dense sericeo-hirsutum, in stylum longum inferne sericeum apice incurvum abiens; stigma minutum, obliquum; ovula 7—8, pleraque mox abortiva. Fructus non vidi. — Flor. Majo—Jun.

Syn.: *G. Demnatensis* Coss. in BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg, I, p. 200 (1888—90).

Nomen nudum.

Icon.: Tab. nostra VII (excl. Fig. b).

EXS.: Coss. in Soc. dauph. exs., n. 3991 & in MAGNIER Fl. sel. exs., n. 2436.

Aire géogr.: *Grand Atlas marocain*. Prov. de Demnat. Dj. Tahalliti (IBRAHIM, ¹⁸/₆ 1882); pentes broussailleuses entre Demnat et Imi N'Ifri, 1000—1100 m. (MURB. ²¹/₅ 1921).

Ce Genêt a été reconnu comme espèce nouvelle par Cosson et distribué par lui dans les exsiccata cités ci-dessus, mais n'a pas été décrit jusqu'ici. Il présente des affinités avec les *G. cephalantha* SPACH in Ann. sc. nat., sér. 3, II, p. 254 (1844), *G. microcephala* Coss. & DR. in Ann. sc. nat., sér. 4, IV, p. 248 (1855) et *G. capitellata* Coss. & DR. in Bull. soc. bot. Fr., III, p. 672 (1856), mais il diffère de chacune de ces trois espèces par son étendard distinctement emarginé au sommet (Tab. VII, fig. a); il diffère en outre des deux dernières par ses capitules globuleux et 8—15-flores, non pas hémisphériques ni 3—6-flores, ainsi que par ses calices très soyeux-laineux et à lanières supérieures étroitement subulées-linéaires au-dessus de la base. — Par ses capitules multiflores et ses calices très velus, à dents étroitement linéaires, il se rapproche surtout du *G. cephalantha* SPACH. Dans cette espèce les rameaux florifères sont cependant plus courts, de telle façon que les capitules n'émergent pas au-dessus des rameaux stériles épineux; de plus les bractées inférieures sont plus grandes, largement lancéolées, trinerviées et subépineuses au sommet; enfin, l'étendard a une forme très différente, en ce qu'il est ovale-lancéolé, arrondi à la base et atténué vers le sommet subaigu (Tab. VII, fig. b), non pas largement ovale, tronqué à la base et emarginé au sommet (Tab. VII, fig. a); du reste, l'étendard est plus long que les ailes, qui à leur tour dépassent la carène, tandis que dans le *G. demnatensis* tous les pétales ont à peu près la même longueur.

G. myriantha BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 303 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 399 (1878). — Pentes broussailleuses à Imin Tala, c. 1400 m.

Retama sphærocarpa [DESF. Fl. atl., II, p. 129 (1800), sub Spartio] BOISS. Voy. bot. Esp., II, p. 144 (1839—45). — Demnat, c. 1000 m.

Sous une forme qui diffère des autres matériaux que j'ai pu examiner (Algérie, Maroc sept., Portugal, Espagne) par ses anthères longuement cuspidées, mais qui pour le reste ressemble au type de l'espèce; dans mes échantillons les fruits font cependant défaut.

R. monosperma [DESF. Fl. atl., II, p. 130 (1800), sub Spartio] BOISS. Voy. bot., II, p. 144 (1839—45). — Lieux broussilleux à Demnat et entre Amismiz et Oucheffine; 900—1100 m.

Cytisus bæticus [WEBB It. hisp., p. 52 (1838), sub *Sarothamno*] STEUD. Nomencl., ed. II, 1, p. 477 (1840); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 460. — Pentes broussailleuses à Asni et entre Amismiz et Tagadirt N'Bourd. — 1000—1200 m.

C. Fontanesii SPACH ap. BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 405 (1878). — *Spartium biflorum* DESF. Fl. atl., II, p. 133, tab. 179 (1800). — Pentes broussailleuses à Amismiz, à Tagadirt N'Bourd et à Asni. — 900—1200 m.

Ononis biflora DESF. Fl. atl., II, 143 (1800). — Lieux incultes, moissons etc., à Marrakech et à Amismiz. — Dans un champ de blé, près d'Amismiz, se trouvait un échantillon puissant à gousses longues de 28 à 30 mm. [An *O. maroccana* PITARD Contrib. à l'étude fl. Mar., p. 11 & *O. biflora* subsp. *macrocarpa* BATTAND. Contrib. fl. atl., p. 29 (1919)?]; tout près, sur une colline, il y avait des échantillons tout à fait typiques.

O. polysperma BARR. & MURB. ap. MURB. Contrib. fl. n.-ouest de l'Afr., sér. 2, p. 38, tab. VII (1905), in Lunds univ. årsskr., N. F., Afd. 2, Bd. 1, Nr 4. — A la gare d'Oued Tensift, ¹⁹/₃ (flor.) & ²⁴/₄ (fruct.).

Les graines mûres sont d'un jaune grisâtre et pourvues de stries et de macules bleues-verdâtres; leurs tubercules sont blancs au sommet.

O. sicula Guss. Adnot. cat. hort. Boccad., p. 10 (1821). — Lieux incultes, moissons etc., à Marrakech.

O. polyphylla BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 304 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 407, tab. XVI (1878). — Champs herbeux à Tifermat près Demnat, c. 700 m.

O. crotalarioides Coss. Notes pl. nouv. ou crit., p. 155 (1852). — Amismiz, coteaux calcaires un peu au sud du village, c. 1000 m.

Mes matériaux coïncident parfaitement avec la description de COSSON de l'*O. crotalarioides*, espèce rencontrée jusqu'ici seulement en deux ou trois points du sud de l'Espagne. Ainsi, toutes les feuilles sont 1-foliolées, et la partie connée des stipules occupe presque toute la longueur du pétiole; les pédoncules longuement aristés sont plus courts que la feuille; les sépales linéaires-lancéolés sont à peu près aussi longs que la corolle, qui est jaune et à étendard veiné de rose; les gousses, dont la longueur est de 16 à 22 mm. et la largeur de 6 à 8 mm., sont très renflées; les graines, qui sont d'un brun pâle et pourvues de tubercules très saillants, atteignent de 2,8 à 3 mm. de diamètre. — Dans les collections du Musée bot. de Copenhague, j'ai vu un spécimen récolté par BOURGEAU dans la localité citée par COSSON (Cerro de Jabalcon, près Baza), mais dans ce spécimen, défectueux à plusieurs égards, les fruits manquent tout à fait. Dans mes matériaux, les gousses diffèrent de celles de l'*O. viscosa* L., sans parler de leurs dimensions bien plus grandes, par ce qu'elles sont très obliques au sommet et prolongées à la suture supérieure en un bec distinctement courbé en haut, caractères qui ne sont pas relevés dans la description de COSSON; aussi les graines ne sont-elles guère »suborbiculaires», mais plutôt réniformes. — A ce propos, je ferai remarquer que la plante distribuée par HUTER, PORTA & RIGO (It. hisp. 1879, n. 827) et par PORTA

& RIGO (It. IV. hisp. 1895, n. 124), sous le nom d'*O. crotalarioides*, n'appartient pas à l'espèce de COSSON, mais à l'*O. viscosa* L.

O. Natrix L. Sp. pl., ed. I, p. 717 (1753); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 410. — Amismiz, c. 1000 m. — Une forme à tiges plus grêles, à inflorescences plus lâches, à folioles étroitement oblongues et à gousses courtement glanduleuses croit en abondance à Tagadirt N'Bourd, dans les alluvions de l'oued.

O. laxiflora DESF. Fl. atl., II, p. 146, tab. 190 (1800). — Pentès herbeuses à Amismiz, à Asni et à Demnat, 900—1100 m.

Les gousses ont souvent une longueur de 15 à 20 mm. — La longueur de la corolle, qui ordinairement est de 10 à 12 mm., atteint dans certains échantillons de Demnat et d'Amismiz de 14 à 15 mm. Faute de matériaux de comparaison, je ne puis décider si ces échantillons représentent peut-être l'*O. grandiflora* MUNBY, qui, d'après BATT. & TRAB., ne différerait de l'espèce de DESFONTAINES que par sa « corolle de 12 à 20 mm. ».

O. mollis SAVI in Mem. della soc. ital. Mod., vol. IX, p. 351, tab. 8 (1802). Cfr. MURB. Contrib. Tun. etc., I, p. 58. — Pentès pierreuses à Demnat, c. 1000 m.

O. marmorata. — Nova spec. e sect. *Bugrana* DC.; WILLK. — Planta annua, viscoso-puberula, e basi ramosa. Rami decumbentes vel adscendentes, 1—3 dm. longi, sæpius iteratim ramosi. Folia 3-foliolata, stipulis ovatis acuminatis integris, petiolo 5—8 mm. longo plus duplo brevioribus. Foliola foliorum inferiorum et mediorum oblonga vel anguste oblonga, 10—15 mm. longa, 2,5—3,5 mm. lata, superiorum subcuneato-vel lineari-oblonga, omnia a medio ad apicem remote serrato-dentata. Racemi breviter pedunculati etiam florendi tempore laxiusculi, postea laxi, denique ± elongati, floribus inferioribus distantibus. Bractæ florum infimorum tantum foliaceæ, lamina 3-vel 1-foliolata; cæteræ ad partem stipularem reductæ, nonnullæ 3-dentatæ sed pleræque integerrimæ, late ovatæ, calyce duplo vel triplo breviores, apice breviter mucronatæ. Florum pedunculi c. 2 mm. longi. Calycis laciniæ ima basi 5-nerviæ, dein usque ad medium 3-nerviæ, cæterum 1-nerviæ, tubo duplo ad subtriplo longiores, sub anthesi lanceolato-lineares, postea anguste lanceolatæ. Corolla rosea, post pollinationem calyce subduplo longior; vexillum late ovatum, apice mucronatum, dorso glandulis sparsis obsitum vel glabrescens, demum 10—12 mm. longum, alas carinamque multo superans; alæ supra medium dilatatæ, 3 mm. latæ, latitudine carinam æquantés sed ea conspicue breviores. Ovarium 10—14-ovulatum. Legumen 7—8 mm. longum, 3 mm. latum, compressum, pilis glanduliferis brevibus viscidulum, 8—12-spermum. Semina tuberculata, subglobosa, 1,4 mm. longa, matura e viridi pallide lutescentia, striis maculisque atro-brunneis distinctissime marmorata. — Flor. & fructif. Aprili.

Icon.: Tab. nostra VIII.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Lieux incultes à Guéliz près Marrakech.

Par ses feuilles bractéales très réduites, dont les moyennes et supérieures sont représentées seulement par une gaine stipulaire bien plus courte que le calice, cette espèce présente une certaine analogie avec l'*O. Picardi* BOISS. [Elench., n. 55 (1838)

& Voy. bot. Esp., p. 154, tab. 45], mais elle est évidemment plus apparentée avec l'*O. serrata* FORSK. [Fl. æg.-arab., p. 130 (1775)] et l'*O. diffusa* TEN. [Fl. nap., I, p. XLI, tab. 169, f. 2 (1811—15)].

Dans l'*O. serrata* les feuilles bractéales sont cependant mieux développées: même les tout supérieures sont unifoliolées ou du moins pourvues de 3 dents, dont la médiane, qui représente la lame de la feuille, est longuement subulée, tandis que dans notre plante les bractées de la moitié supérieure de l'inflorescence sont très entières, brièvement acuminées et de 2 à 3 fois plus courtes que le calice. De plus, dans l'*O. serrata*, la corolle ne dépasse que d'un tiers le calice; l'étendard, très glanduleux extérieurement, n'a que 7 à 8 mm. de long; les ailes, qui ne sont pas dilatées antérieurement et qui n'atteignent que de 1,6 à 1,8 mm. de large, sont bien plus étroites que la carène. Enfin, les gousses plus petites ne contiennent que de 5 à 8 ovules et de 4 à 6 graines toujours unicolores et un peu plus petites.

Dans l'*O. diffusa*, les folioles des feuilles caulinaires sont bien plus larges que dans notre plante, les inflorescences plus courtes et plus serrées, les bractées supérieures tridentées comme dans l'*O. serrata*, les dents calicinales 7-nerviées à la base, puis 5-nerviées et largement lancéolées après l'anthèse, les gousses plus larges (c. 5 mm.) et pourvues de 2 à 4 (rarement jusqu' à 6) graines plus grosses 1,7 à 1,9 mm.) et d'un brun rougeâtre.

O. antiquorum L. Sp. pl., ed. II, p. 1006 (1763).

Subsp. *O. pungens* POMEL Nouv. mat., p. 166 (1874).

Var. *horrida*. — Nov. var. — Differt a planta Pomeliana (Sidi-bel-Abbès, l. WARION; Oued Imbert, l. FAURE) spinis validioribus, foliolis angustioribus, brevissime petiolatis, nec non vexillo in anteriore tantum parte glandulis sparsis obsito cæterum glaberrimo. — Pentes pierreuses arides, à Amismiz, à Imin Tala et à Tagadirt N'Bourd; 1000—1400 m.

Trigonella monspeliaca L. Sp. pl., ed. I, p. 777 (1753). — Au pied du Dj. Guéliz etc. près Marrakech.

T. polycerata L. Sp. pl., ed. I, p. 777 (1753). — BALL a décrit, dans le Journ. of Bot. 1873 p. 305, une variété *atlantica* qu'il avait trouvée dans la région supérieure du Grand Atlas, »in convalle Ait Mesan a 2100 ad 2600 m.«. C'est probablement la même plante qui a été rencontrée par moi à Amismiz, dans les alluvions de l'oued. Mes échantillons diffèrent du type de l'espèce non seulement par ses gousses un peu plus courtes, mais aussi en ce que celles-ci sont très souvent au nombre de 6 à 8 dans chaque inflorescence; quant aux stipules et aux graines (cfr. BALL, l. c.), mes matériaux ne diffèrent cependant pas du type.

T. Foenum græcum L. Sp. pl. I, p. 777 (1753). — Moissons, à Oued Tensift; probablement échappé d'un jardin.

Medicago orbicularis [L. Sp. pl., ed. I, p. 779 (1753), pro var. *M. polymorphæ*] ALL. Fl. ped., I, p. 314 (1785). — Lieux incultes à Marrakech.

M. truncatula GÆRTN. De fruct., II, p. 350 (1791); URB. Prodr. Monogr. Gatt. Med., p. 67 (1873). — Dans les plaines arides des environs de Marrakech, le plus souvent sous la forme *breviaculeata* MOR. Fl. sard., I, p. 441; URB., l. c., p. 67.

M. turbinata WILLD. Sp., pl., III, p. 1409 (1800); MOR. Fl. sard., I, p. 445 (1837—59).

Var. *aculeata* [GÆRTN. De fruct., II, p. 349 (1791), pro sp.] MOR., l. c.; URB., l. c., p. 71. — Exs.: MAGN. Fl. sel. exs., n. 1125. — Lieux incultes à Marrakech.

M. lappacea DESR. in LAM. Encycl., III, p. 637 (1789).

Subsp. *M. denticulata* WILLD. Sp. pl., III, p. 1414 (1800); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 231. — *M. hispida* γ. *denticulata* Urb., l. c., p. 74. — Lieux argileux, un peu humides, entre Guéliz et Oued Tensift.

M. laciniata [L. Sp. pl., ed. I, p. 781 (1753), pro var. *M. polymorphæ*] URB., l. c., p. 77. — Commun dans les plaines arides des environs de Marrakech et le plus souvent sous la forme *brevispina* BENTH. Cat. pl. Pyr., p. 104 (1826), ex URB., l. c.

M. minima [L. Sp. pl., ed. I, p. 780 (1753), pro var. *M. polymorphæ*] URB., l. c., p. 78. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

Var. *pulchella* TOD. ex BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 232 (1888—90). — Amismiz, en compagnie du type. — Les épines des fruits réduites à des tubercules.

Melilotus sulcata DESF. Fl. atl., II, p. 193 (1800). — Lieux incultes, moissons etc., à Marrakech.

M. leiosperma POMEL Nouv. mat., p. 179 (1874); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 223. — Exs.: Hb. Font. norm., n. 18. — Moissons, à Marrakech.

M. indica ALL. Fl. ped., I, p. 308 (1785). — *M. parviflora* DESF. Fl. atl., II, p. 192 (1800). — Moissons etc., à Marrakech.

Trifolium procumbens L. Fl. suec., ed. II, p. 261 (1755); SCHREB. ap. STURM Deutschl. Fl., I, Heft 16, tab. 13. — Pelouses à El Menara, près Marrakech.

T. isthmocarpum BROU. Phytogr. Lusit., I, p. 148, tab. 61 (1816). — Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. 1849, n. 166; REVERCH. Pl. de l'Andal. 1887, n. 141; Fl. lus. exs., n. 1073. — Lieux incultes à Marrakech.

T. glomeratum L. Sp. pl., ed. I, p. 770 (1753). — Amismiz; entre Oumenast et Amismiz. — 800—1000 m.

T. resupinatum L. Sp. pl., ed. I, p. 771 (1753); GR. & GODR. Fl. de Fr., I, p. 414. — Lieux un peu humides, assez répandu aux env. de Marrakech.

Dans mes Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 67 (1907) j'ai rapporté au *T. resup.* var. *Clusii* [GR. & GODR., I, p. 414, pro sp.] un échantillon recueilli par moi à Sousse, en Tunisie. Après avoir examiné de nouveau cet échantillon, dont les calices fructifères ne sont pas suffisamment développés, je suis arrivé au résultat qu'il représente le type de l'espèce.

T. tomentosum L. Sp. pl., ed. I, p. 771 (1753). — Ben-Guéir; très répandu aux env. de Marrakech.

T. fragiferum L. Sp. pl., ed. I, p. 772 (1753). — Environs de Casablanca, d'après des spécimens récoltés en 1897 par A. MELLERIO.

T. angustifolium L. Sp. pl., ed. I, p. 769 (1753). — Pelouses à El Menara près Marrakech.

T. stellatum L. Sp. pl., ed. I, p. 769 (1753). — Pentes broussailleuses au-dessus d'Amismiz, c. 1200 m.

T. acutiflorum. — Nova spec. e sect. *Lagopus* Koch. — Planta annua, multicaulis, e cano-viridi rubescens. Caules adscendentes vel subdiffusi, 12—20 cm. longi, teretes vel leviter striato-furcati, glauci, pilis albis patentibus diametro caulis subæquilongis parce hirtello-pubescentes, per totam longitudinem ramosi; rami inferiores elongati, superiores sensim breviores, omnes ut caules capitulo singulo terminati. Folia inferiora mediaque longe petiolata, subvillosa-pubescentia; superiora breviter petiolata, marginibus nec non subtus ad nervum medianum ciliata, ceterum glabrescentia. Foliola foliorum inferiorum obovata vel oblongo-obovata, mediorum superiorumque anguste obovato-oblonga, omnia supra medium eroso-denticulata, apice rotundata (nec truncata) vel foliorum summorum acutata mucronulata. Stipularum pars adnata glaberrima, submembranacea, albida, venis rubescenti-viridibus striata; pars libera margine ciliata, foliorum inferiorum lanceolata vel triangulari-lanceolata sensim acuminata, foliorum mediorum ovata, foliorum summorum permagna, late ovato-triangularis, foliolis duplo vel plus duplo latior, in acumen sæpissime bifidum abrupte abiens. Capitula sessilia vel brevissime pedunculata (pedunc. 2—5 mm. long.), foliis duobus supremis eorumque stipulis involucrata, globosa, c. 15 mm. diam. Flores ebracteolati, sessiles. Calycis tubus distincte 20-nervius, viridi-stramineus, extus glaberrimus, 2—2,5 mm. longus, sub anthesi tubuloso-campanulatus postea subturbinato-campanulatus, ore aperto pilis albis erectis strigoso-hirsutus; laciniæ 5—7 mm. longæ, e basi 5-nervia glaberrima sub anthesi lanceolato-dein ovato-triangulari subulatæ, atro-rubescens, pilis albis patentibus ciliatæ, sub anthesi suberectæ postea ± patentés, inferiores superioribus paulo longiores. Corolla saturate rosea, 7—8 mm. longa; vexilli limbus oblongo-lanceolatus, complicatus, e basi latiore sensim attenuatus, acutus, plus duplo longior quam latior, alas carinamque multo superans; alæ oblongæ, acutiusculæ, carinam sublatiorem paulo superantes. Stylus liber. Ovarium 2-ovulatum, ovulo inferiore mox abortiente. Legumen apice late truncatum, 1-spermum. operculatum. — Flor. Aprili.

Icon.: Tab. nostra IX, figg. 1—3.

Aire géogr.: *Maroc mérid.-occid.* Champs incultes près de la gare d'Oued Tensift, c. 400 m.

Le Trèfle que nous venons de décrire est voisin du *T. lappaceum* L. et présente à peu près le même aspect que celui-ci. Il s'en distingue cependant par ses folioles plus allongées et toujours arrondies au sommet (jamais subtronquées), par ses stipules bien plus larges, celles de la feuille involucrelle inférieure deux fois aussi larges que les folioles et le plus souvent bicuspidées, par ses capitules toujours très brièvement pédonculés et involuclés par deux feuilles 3-foliolées et à stipules très grandes, mais surtout par la forme très différente de la corolle: ainsi, dans le *T. acutiflorum*, le limbe de l'étendard est oblong-lancéolé, aigu, insensiblement atténué

de la base au sommet et plus de deux fois aussi long que large (Tab. IX, figg. 2 & 3), tandis que dans le *T. lappaceum* il est oblong-rectangulaire, tronqué ou émarginé au sommet et seulement moitié plus long que large (Tab. IX, figg. 4 & 5); du reste, les ailes sont subaiguës et un peu plus étroites que la carène, tandis que dans le *T. lappaceum* elles sont obtuses et de la même largeur que la carène.

T. Cherleri L. Amoen. ac., IV, p. 286 (1759). — Pentes herbeuses entre Amismiz et Oucheffine, c. 1000 m.

T. arvensis L. Sp. pl., ed. I, p. 769 (1753).

Var. *Ballii*. — Nova var. — A ceteris formis speciei differt foliolis integerrimis, elongato-lanceolatis, versus apicem sensim attenuatis, acutis vel supremis acutissimis. Quoad longitudinem corollæ laciniarumque calycis congruit cum var. *longisetum* [BOISS. & BAL. in BOISS. Diagn. pl. nov., ser. II, n. 6, p. 47 (1859), pro sp.] BOISS. Fl. or., II, p. 120 (1872). — Syn.: *T. arv.* var. *Preslianum* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 417 (1878); *T. arv.* γ. *Preslianum* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 237; non *T. Preslianum* BOISS. Diagn. pl. or., ser. I, n. 2, p. 25 (1842), quod species orientalis est, a formis *T. arvensis* optime distincta. — Pentes herbeuses à Asni, c. 1000 m.

T. scabrum L. Sp. pl., ed. I, p. 770 (1753). — Entre Oumenast et Amismiz, c. 800 m.

T. gemellum POURR. ap. WILLD. Sp. pl., III, p. 1376 (1800); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 371; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 237. — Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. 1851, n. 1153; 1854, n. 2128. — Syn.: *T. atlanticum* BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 306 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 418, tab. XVIII. — En plusieurs endroits des environs d'Amismiz; entre Asni et Tahannaout. 1000—1200 m.

Cette plante est assez variable: les tiges sont tantôt simples et dressées, tantôt rameuses dès la base et couchées sur le sol; les lanières du calice sont tantôt plus courtes, tantôt bien plus longues que le tube; quelquefois elle n'égalent pas la corolle, mais souvent elles la dépassent sensiblement. — Le *T. atlanticum* BALL est à mon avis identique avec le *T. gemellum* POURR.; il en représente la forme à tiges rameuses et décombantes et à lanières calicinales plus courtes que la corolle.

Anthyllis Vulneraria L. Sp. pl., ed. I, p. 719 (1753).

Var. *Webbiana* [HOOK. Bot. Mag., tab. 3284 (1833), pro sp.] BOISS. Fl. or., II, p. 158 (1872), quoad plantam Nevadensem; WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 333. — *A. Webbiana* WILLK. Illustr., II, p. 151, tab. CLXXXI. — *A. Vuln.* v. *Dillenii* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 421; vix *A. Dillenii* SCHULT. ap. SER. in DC. Prodr., II, p. 170 (1825). — Coteaux calcaires à Amismiz, 1000—1100 m. — Le limbe de l'étendard et des ailes toujours pourpre noir, celui de la carène presque noir.

A. tetraphylla L. Sp. pl., ed. I, p. 719 (1753). — Coteaux calcaires à Amismiz, c. 1000 m.

Lotus arenarius BROU. Fl. lusit., II, p. 120 (1804). — Exs.: BOURG Pl. d'Esp. & du Port., n. 1839; MAGN. Fl. sel. exs., n. 2444. — Terrains incultes à la gare d'Oued Tensift.

L. maroccanus BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 306 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 424. — Marrakech, dans les oliveraies; Oumenast. — Dans les spécimens de la première localité, les tiges atteignent jusqu' à 6—7 dm. de longueur, et les inflorescences contiennent le plus souvent 4 à 5 fleurs.

Tetragonolobus siliquosus [L. Syst., ed. X, p. 1178 (1758—59), sub *Loto*] ROTH Tent. fl. germ., I, p. 323 (1788) & II, p. 226 (1789). — Bords des canaux d'irrigation au nord de Marrakech. — Sous une forme qui par sa glabréité et ses feuilles épaisses correspond à la f. *maritima* (L.) SER.

Psoralea bituminosa L. Sp. pl., ed. I, p. 763 (1753). — Asni, dans les broussailles de la vallée de l'oued, c. 1000 m. — Plante très élancée, atteignant plus d'un mètre de hauteur; folioles des feuilles inférieures ovales, celles des feuilles supérieures allongées-oblongues ou linéaires-oblongues, toutes très obtuses, mucronulées; calices, de même que les bractées, à poils noirs apprimés assez courts et à dent inférieure très longue, égalant ou dépassant la corolle; celle-ci d'un bleu foncé et d'une longueur d'environ 18 mm.

Colutea arborescens L. Sp. pl., ed. I, p. 723 (1753).

Var. *brevidentata*. — Nova var. — A typo differt calycis dentibus brevissimis, obtusis, 4 superioribus jam sub anthesi subobsoletis. Folia 3—4-juga, foliolis quam in typo minoribus. — Broussailles près d'Oucheffine, entre Amismiz et Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

Astragalus Epiglottis L. Sp. pl., ed. I, p. 759 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 252 (α). — Champs arides entre Oumenast et Amismiz, c. 800 m.

A. asperulus DUF. ap. STEUD. Nomencl., ex BUNGE Gen. Astrag., p. 8 & n. 22 (Mém. acad. St.-Pét., VII sér., tom. XI n. 16 & tom. XV n. 1 (1868—9). — *A. epiglottioides* WILLK. in Bot. Ztg. 1847, p. 428.

Var. *Ephippium* [POMEL Nouv. mat., p. 183 (1874), pro sp.] BATT. & TRAB., l. c. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued, c. 1000 m.

A. ?tribuloides DEL. Ill. fl. Aeg., tab. 64 fig. 17. — Amismiz, dans les alluvions de l'oued. — Diffère du type en ce que les inflorescences supérieures sont assez longuement pédonculées.

A. cruciatus LINK En. hort. berol., II, p. 256 (1822). — *A. polyactinus* BOISS. Fl. or., II, p. 226 (1872). — Champs arides à Marrakech.

A. sesameus L. Sp. pl., ed. I, p. 759 (1753). — Champs pierreux à Marrakech.

A. pentaglottis L. Mant., p. 274 (1771). — Coteaux argileux à Demnat, c. 900 m.

A. hamosus L. Sp. pl., ed. I, p. 758 (1753). — Champs incultes, décombres etc., assez répandu aux environs de Marrakech.

A. atosanguineus. — Nova spec. e subgen. *Trimeniæus* BGE. — Planta herbacea perennis, tota pilis simplicibus basi affixis molliter albo-villosa, radice crassa

fusiformi. Caules numerosi, prostrati vel adscendentes, florendi tempore 15—35 cm. longi, postea amplius elongati, caespitem orbicularem formantes, ex axillis foliorum inferiorum ramos subporrectos steriles vel racemiferos, ex axillis foliorum superiorum racemos emittentes, ima basi glabrescentes, ceterum \pm dense villosa-pubescentes. Folia imparipinnata, 5—9 cm. longa, 10—16-juga; foliola elliptica vel rarius obovato-elliptica, 6—11 mm. longa, 3,5—6,5 mm. lata, apice rotundata vel leviter obtuse emarginata, juniora dense sericeo-villosa, adulta virescentia et in pagina superiore glabrescentia; stipulae pallide virentes, sericeo-villosae, e basi late triangulari semi-amplexicauli subito in acumen lanceolato-lineare attenuatae, petiolo vix adnatae, inter se liberae. Racemi pedunculo folium fulcrans subaequante vel parum superante suffulti, valde multiflori (usque ad 50 flores habentes), initio compacti ovoidei, post anthesin laxiusculi 8—12 cm. longi. Bractea 4—5 mm. longae, lanceolatae, extus margineque sericeo-villosae. Florum pedicelli ebracteolati, brevissimi, c. 1—2 mm. longi. Flores atrosanguinei, sub anthesi suberecti, postea patentes. Calyx 10—12 mm. longus, pallide virens, pilis albis sericeo-villosus, marcescens longitudinaliter fissus et ad basin fructus persistens; tubus oblongo-cylindricus, c. duplo longior quam lator, dentibus lanceolato-linearibus sesquilingior. Corolla 17—19 mm. longa; vexilli limbus obovatus, alas c. 3 mm. superans, apice late emarginatus, basi sensim in unguem attenuatus; alae cultriformes, carinam c. 2 mm. superantes, limbo antice paululum dilatato, ungue limbum subaequante; carinae limbus oblique obovatus, antice paululum dilatatus vix vel non emarginatus, unguibus in tertia parte inferiore sejunctis paulo brevior. Filamenta staminum connatorum in tertia parte superiore libera. Stylus ima basi adpresse pilosus, ceterum glaberrimus. Stigma imberbe. Legumen c. 20 mm. longum, c. 5 mm. latum, leviter sursum arcuatum, a latere compressum, c. 2,5 mm. crassum, basi vix vel brevissime stipitatum, apice subito in rostrum breve porrectum abiens, undique pilis longiusculis erecto-patulis hispido-villosum, in margine ventrali (seminifero) obtuse carinatum, in margine dorsali anguste et profunde canaliculatum, exacte biloculare, loculis inter semina texto spongioso repletis. Semina (nondum matura) orbiculari-reniformia, in utroque loculo 5—7. — Fl. Majo.

Icon.: Tab. nostra X & Fig. 3 p—u, p. 67.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Base du Grand Atlas à Amismiz; c. 1000 m.

Il n'est pas facile de juger la question dans quel groupe cette belle espèce doit être placée. Bien qu'il n'y ait pas de doute qu'elle ne soit vivace, ses plus proches parents paraissent se trouver dans le sous-genre *Trimeniæus* BGE., dont les représentants sont presque tous monocarpiques mais auquel, cependant, BUNGE lui-même rapporte l'*A. leptophyllus* DESF., plante vivace de l'Afrique du Nord. Étant donné que notre plante appartient à ce sous-genre, elle se rapproche surtout des espèces comprises dans les sections *Ankylotus* BGE., *Drepanodes* BGE. et *Harpilobus* BGE. Elle est cependant très distincte des espèces de cette dernière section déjà par son inflorescence très fournie, contenant jusqu'à une cinquantaine de fleurs. Par ce caractère elle ressemble davantage aux espèces de la section *Drepanodes*,

mais elle en diffère entre autres par l'ovaire qui n'est pas distinctement stipité. Par la forme oblongue-cylindrique du tube calicinal elle rappelle un peu les représentants de la section *Ankylotes*, mais l'étendard ne présente pas le prolongement considérable qui est propre à ceux-ci. D'une façon générale, il paraît que notre plante ne se trouve en relations bien étroites avec aucune des espèces décrites jusqu'ici.

A. bæticus L. Sp. pl., ed. I, p. 758 (1753). — Champs incultes, décombres etc., à Marrakech.

A. schizotropis. — Nova spec. e sect. *Chronopus* BGE. — Planta perennis, multicaulis, cæspitosa. Caules 3—8 dm. longi, 5—8 mm. crassi, dense foliosi, diffusi vel decumbentes, costis numerosis obtusis ornati, pilis longis simplicibus patentibus dense albo-villosi, inferne suffrutescentes sed parum indurati. Folia 20—25-juga, usque ad 2 dm. longa, petiolo et rachide villosis; foliola 4—10 mm. longa, 3—6 mm. lata, fere semper complicata, late ovato-obcordata, supra glaberrima, margine subtusque (saltem ad nervum medianum) piloso-ciliata. Stipulæ pallide virentes, mox emarcidæ membranaceæ, e basi triangulari lanceolatæ acuminatæ, margine piloso-ciliatæ, petiolo vix adnatæ, inter se liberæ. Flores in racemos axillares subsessiles densiusculos plerumque 5-flores foliis multoties breviores dispositi, ebracteolati, pedicellis dense albo-villosis denique arcuato-patentibus c. 3 mm. longis insidentes vel flos terminalis, qui haud raro adest¹, pedicello erecto 8—10 mm. longo suffultus; bracteæ membranaceæ, sublineares, piloso-ciliatæ, pedicellis lateralibus duplo vel subtriplo longiores. Calyx 12—15 mm. longus, pallide luteolo-virescens, submembranaceus, mox postice fissus, marcescens ad basin fructus persistens; tubus anguste campanulato-tubulosus, 9—11 mm. longus, parce pilosus, basi rotundatus; dentes sat dense piloso-ciliati, superiores triangulari-lanceolati tubo $2\frac{1}{2}$ —3-plo breviores, inferiores anguste lanceolati tubo 2— $2\frac{1}{2}$ -plo breviores. Corolla calyce duplo longior, sulphurea; vexillum oblongo-obovatum, 9—10 mm. latum, basin versus sensim attenuatum, apice emarginatum, alas paulo (2—3 mm.) superans; alæ carinam c. 3 mm. superantes, cultriformes, unguibus c. 10 mm. longis, limbis cum appendice 14—15 mm. longis, supra medium vix vel parum angustatis, basi in appendicem vix longiorem quam latiore ungue 7-plo brevior productis; carina 21—22 mm. longa, unguibus limbo æquilongis per totam longitudinem sejunctis, limbo oblongo obtuso, 4 mm. lato, in margine inferiore parum curvato, antice non dilatato, alis vix latiore, ab apice usque ad tertiam partem inferiorem fisso. Apparatus staminalis antice parum curvatus; pars libera filamentorum longiorum quintam, breviorum decimam tantum partem longitudinis staminum occupans. Stylus ima basi pilosus, ceterum glaber. Stigma imberbe. Legumen (absque rostro) 2,5—3 cm. longum, pilis æquilongis subadpressis sat dense villoso-pubescens, lanceolatum, 7—8 mm. latum, a latere compressum, 5—6 mm. crassum, margine ventrali (seminifero) rectum, margine dor-

¹ Dans le cas où l'axe de l'inflorescence se termine par une fleur, cette fleur est plus ou moins pélorisée: les 5 pétales sont libres entre eux, tantôt tous presque égaux, tantôt les uns monosymétriques comme l'étendard et les autres asymétriques comme les ailes; les 10 étamines sont toutes connées en un tube tout à fait droit, qui souvent renferme 2 pistils.

sali leviter curvatum et profunde canaliculatum, antice in rostrum 1—1,5 cm. longum rectum pungens sensim attenuatum, margine dorsali introflexo exacte biloculare; pericarpium tenue (0,3 mm. crassum) sed rigidum valde coriaceum, sublæve vel nervis gracilibus obliquis anastomosantibus parum conspicuis ornatum. Semina in utroque loculo 3—4, reniformia, complanata, c. 5 mm. longa, 3 mm. lata, subopaca, leviter impresso-punctata. — Fl. & fr. Apr., Majo.

Icon.: Tab. nostra XI & Fig. 3 k—o, p. 67.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Marrakech, champs arides à l'ouest de la ville.

Par son port, son calice tubuleux et la forme générale de sa corolle, cette espèce rappelle beaucoup l'*A. Gombo* COSS. & KRAL. [in Bull. soc. bot. Fr., IV, p. 136 (1857) & in COSS. Ill. fl. atl., V, p. 40, tab. 122], mais en réalité elle en est très distincte par les caractères suivants. Les pédicelles des fleurs, qui dans l'*A. Gombo* sont bibractéolés, sont toujours sans bractéoles; la carène, qui dans l'*A. Gombo* est brièvement émarginée au sommet, élargie antérieurement, à marge inférieure distinctement courbée en haut et à onglets connés dans leur moitié supérieure, est dans l'*A. schizotropis* fendue jusqu'au tiers inférieur du limbe, non pas élargie antérieurement, à marge inférieure très faiblement courbée en haut et à onglets libres dans toute leur longueur; l'ovaire, qui dans l'*A. Gombo* contient de 8 à 12 ovules par placentas, n'en a que 3 ou 4 dans l'*A. schizotropis*; la gousse, qui dans l'*A. Gombo* est grosse de 8 mm., peu comprimée du côté, grossièrement rugueuse par des côtes longitudinales et à peine ramifiées, non pas canaliculée à la suture inférieure, et dont le péricarpe induré a une épaisseur de 1,5 mm., est dans l'*A. schizotropis* grosse de 5 à 6 mm. seulement, distinctement comprimée du côté, lisse ou finement veinée par des nervures grêles obliques et ramifiées, profondément canaliculée à la suture inférieure, et à péricarpe coriace dont l'épaisseur ne dépasse pas 0,3 mm.

Elle ressemble à l'*A. akkensis* COSS. [Ill. fl. atl., V, p. 41, tab. 123 (1892)] non seulement par son port général et son calice, mais encore par ses pédicelles dépourvus de bractéoles, par les onglets de la carène libres dans presque toute leur longueur et par l'ovaire qui ordinairement ne contient que 3 ovules par placentas. Elle est cependant très distincte aussi de cette espèce d'abord par ses fleurs beaucoup plus grandes (calice long de 12 à 15 mm. au lieu de 6 à 7), par les ailes qui sont bien plus longues que la carène (dans l'*A. akkensis* elles ne la dépassent pas) et par le limbe de la carène qui dans l'*A. akkensis* n'est que brièvement émarginé au sommet, très élargi antérieurement et à marge inférieure fortement courbée en haut; puis, par la gousse lancéolée, distinctement comprimée du côté, profondément canaliculée à la suture inférieure, longuement atténuée en un bec au moins moitié aussi long qu'elle, et à péricarpe d'une épaisseur de 0,3 mm. seulement (dans l'*A. akkensis* la gousse est oblongue, presque cylindrique, à peine canaliculée à la suture inférieure, plus subitement atténuée en un bec plusieurs fois plus court qu'elle, et à péricarpe épais de 1 mm.).

A. maurorum. — Nova spec. e sect. *Chronopus* BGE. — Planta perennis, multicaulis, cæspitosa. Caules 3—8 dm. longi, c. 6 mm. crassi, foliosi, obsolete

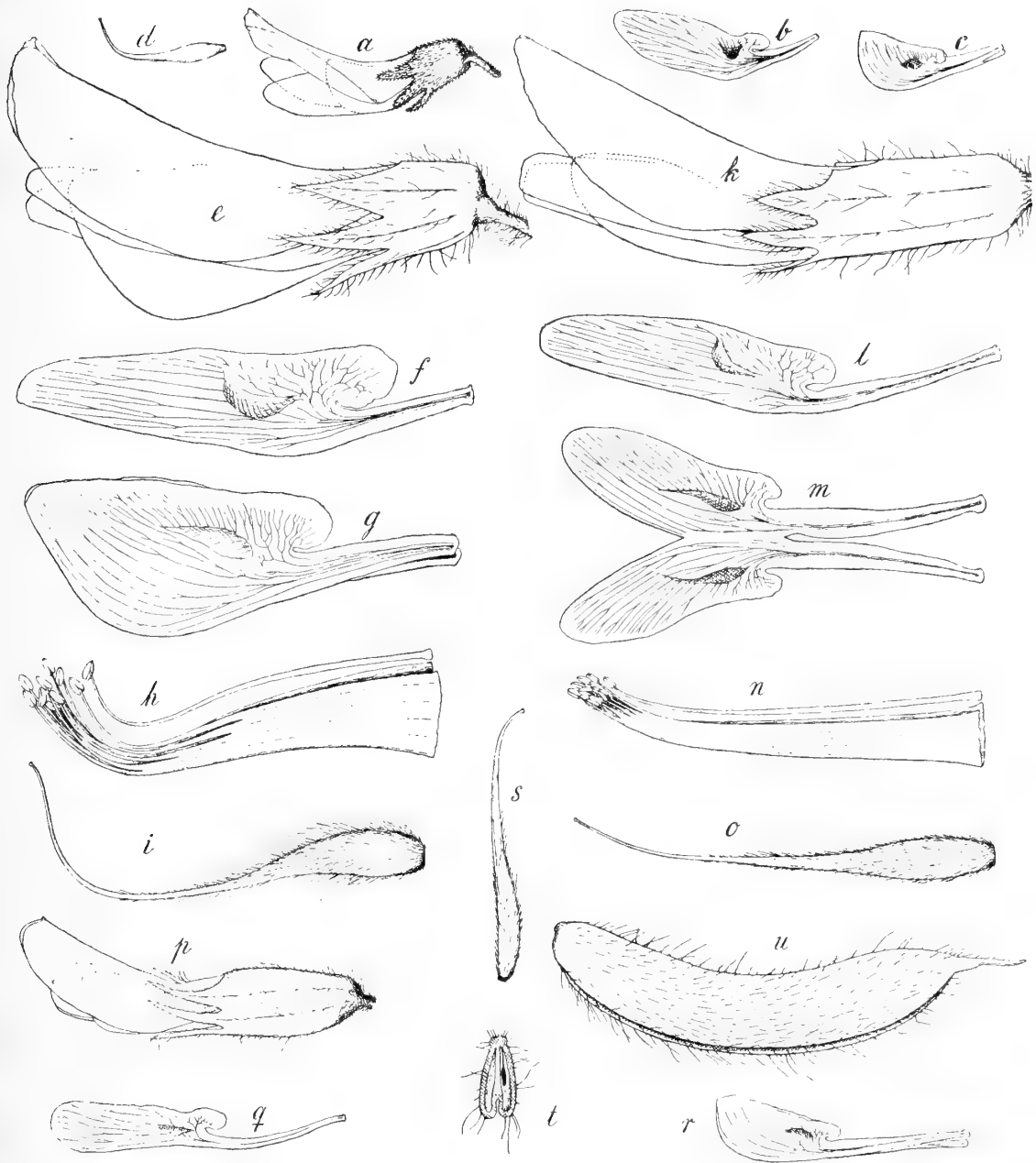


Fig. 3 (3/1).

a-d *Astragalus Froedinii* MURB. — *e-i* *A. maurosum* MURB. — *k-o* *A. schizotropis* MURB. —
p-u *A. atrosanguineus* MURB. — *t* Coupe transversale de la gousse *u*.

multicostati, pilis longis simplicibus patentibus dense villosotomentosi, inferne suffrutescentes sed parum indurati. Folia 20—24-juga, usque ad 2 dm. longa, petiolo et rachide villosis; foliola 8—20 mm. longa, 4—10 mm. lata, sæpius \pm complicata, ovata vel elliptica, apice rotundata, non vel vix emarginata, supra glaberrima, margine subtusque (præsertim ad nervum medianum) ciliato-villosa. Stipulæ pallide virentes, denique membranaceæ, e basi triangulari lanceolatæ longe acuminatæ, margine ciliato-villosæ, petiolo vix adnatæ, inter se liberæ. Flores in racemos axillares subsessiles laxiusculos plerumque 5—9-flores foliis multoties breviores dispositi, ebracteolati, pedicellis dense albo-villosis 3—4 mm. longis; bracteæ membranaceæ, sublineares, villosociliatæ, pedicellis c. duplo longiores. Calyx 9—10 mm. longus, luteo-virescens; tubus late campanulatus, 4,5—5 mm. longus, parce pilosus, basi subtruncatus; dentes sat dense villosociliati, tubum æquantes, superiores triangularilanceolati, inferiores lanceolati. Corolla calyce $2\frac{1}{2}$ -plo longior, lutea; vexillum obovatum, 12—15 mm. latum, basi sat subito attenuatum, apice emarginatum, alas multum superans; alæ carinam 2,5—3 mm. superantes, oblongæ, unguibus 6—7 mm., limbis cum appendice 20 mm. longis, supra medium conspicue angustatis, basi in appendicem vix longiorem quam latiore ungue 2-plo brevioribus productis; carina c. 22 mm. longa, unguibus limbo subdimidio brevioribus ad $\frac{2}{3}$ vel $\frac{3}{4}$ disjunctis, limbo ovato obtusiusculo, 7—7,5 mm. lato, in margine inferiore valde curvato, antice dilatato, alis subduplo latiore, apice breviter emarginato. Apparatus staminalis antice valde curvatus; pars libera filamentorum lateralium c. dimidiam, mediorum quartam saltem partem longitudinis staminum occupans. Stylus ima basi pilosus, ceterum glaber. Stigma imberbe. Ovarium pilis longis æqualibus subporrectis densissime sericeo-pilosum, in utraque placenta 3—4-ovulatum. Legumen non vidi. — Fl. Majo.

Icon.: Tab. nostra XII & Fig. 3 e—i, p. 67.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Dans la vallée de l'Oued Nfis, entre Oumenast et Amismiz, c. 800 m.

Cette plante, dont je n'ai malheureusement pas vu de fruits développés, est évidemment assez voisine de l'*A. akkensis* Coss., auquel elle ressemble entre autres par son port, ses pédicelles ébractéolés, la constitution de la carène et par l'ovaire, qui ne contient que 3 ou 4 ovules par placentas, mais d'autre part elle en diffère par de si nombreux caractères qu'il ne m'a pas été possible de l'y rapporter. Ainsi les folioles plus grandes ne sont pas obovales-émarginées, mais ovales-elliptiques et arrondies au sommet; le calice est long de 9 à 10 mm., à dents égalant le tube, qui est largement campanulé et tronqué à la base (dans l'*A. akkensis* le calice long de 6 à 7 mm. seulement, à dents n'égalant que la moitié du tube, qui est étroitement campanulé et arrondi à la base); l'étendard a une longueur de 20 à 23 mm. (dans l'*A. akkensis* de 12 à 14 mm.); les ailes sont de 2,5 à 3 mm. plus longues que la carène, leur limbe est sensiblement atténué antérieurement, et l'onglet seulement 2 fois aussi long que la saillie dirigée en arrière de leur limbe (dans l'*A. akkensis* les ailes ne dépassent pas la carène, leur limbe n'est pas sensiblement atténué

vers le sommet, et l'onglet 3,5 fois aussi long que la saillie du limbe); enfin, les filaments des étamines latérales sont libres jusque vers le milieu, tandis que dans l'*A. akkensis* ils sont connés dans les $\frac{3}{4}$ de leur longueur.

Si, à cause de ces différences, notre plante doit être considérée comme spécifiquement distincte de l'*A. akkensis* de COSSON, il me paraît bien possible qu'elle se montrera identique avec l'*Astragalus* d'Algérie que BATTANDIER mentionne dans son Supplément aux Phanérogames [p. 41 (1910)], sous le nom d'*A. akkensis*, et qu'il décrit comme ayant les grappes assez lâches, les fleurs grandes, les ailes de la corolle dépassant nettement la carène et plus étroites, caractères qui contrastent avec la description de COSSON mais qui sont propres à la plante que nous venons de décrire.

L'*A. gombiformis* POMEL [Nouv. mat., p. 187 (1874)] ressemble à l'*A. maurorum* par son port, la forme du calice et de la corolle, etc., mais il en diffère par son indument tomenteux et beaucoup plus dense, par ses feuilles pourvues de 14 à 20 paires de folioles seulement, ses pédicelles bibractéolés, ses fleurs bien plus petites et ses filaments latéraux libres dans le tiers supérieur seulement.

A. lanigerus DESF. Fl. atl., II, p. 181, tab. 202 (1800); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 261. — Champs arides entre Iggoudert et Amismiz; ASNI, dans la vallée de l'oued. 900—1000 m.

A. Froedinii. — Nova spec. e subgen. *Phaca* (L.) BGE. — Planta perennis, pilis brevibus simplicibus basi affixis adpresse puberula. Caules numerosi e caudice ramoso sublignoso nascentes, arcuato-ascendentes vel suberecti, 10—15 cm. longi, basin versus glabrescentes, superne pilis albis adpresse puberuli. Folia imparipinnata, 2,5—5 cm. longa, 6—10-juga; foliola foliorum inferiorum obovata vel cordato-obovata, superiorum cuneato-obovata, omnia apice emarginata vel truncata supra glaberrima, foliorum superiorum subtus margineque pilis albis adpresse puberula, inferiorum etiam subtus glabrescentia. Stipulae herbaceae vel margine ciliato anguste membranaceae, inferiores late triangulares obtusiusculae, superiores ovato-triangulares, acutiusculae sed haud acuminatae, petiolo non vel vix adnatae, inter se liberae. Racemi pedunculo folium fulcrans subaequante vel post anthesin paulum superante suffulti, plerumque 8—13-flori, sub anthesi densiusculi late ovoidei, postea laxi c. 3 cm. longi. Bractae oblongae, obtusiusculae, pedicellos aequantes, extus margineque pilis brevibus nigris puberulae. Pedicelli 2—2,5 mm. longi, nigro-puberuli, apice bracteolis duabus minutissimis ovatis basi calycis adpressis praediti. Flores sub anthesi erecto-patuli, postea patentés vel nutantes. Calyx 4—4,5 mm. longus, pilis adpressis nigris (immixtis paucis albis) dense puberulus, denique longitudinaliter fissus et ad basin fructus persistens; tubus campanulatus, dentibus lineari-oblongis subobtusis aequilongus vel paulo longior. Corolla 10—12 mm. longa; vexilli limbus dilute violascens, ovatus, alas c. 2 mm. superans, apice leviter emarginatus, basi sat subito in unguem brevem attenuatus; alae albidae, oblongae, carinam c. 3 mm. superantes, limbo antice non dilatato, ungue quam limbo c. triplo longiore; carinae limbus oblique obovatus, antice saturate roseo-violaceus dilatatus haud emarginatus alis

æquilatus, unguibus in tertia vel quarta parte inferiore sejunctis paulo longior. Filamenta staminum connatorum in tertia vel quarta parte superiore libera. Stylus



Fig. 4.

Astragalus Froedinii MURB. — $\frac{1}{1}$.

glaberrimus. Stigma breviter papillosum. Ovarium glaberrimum, sub anthesi oblongum, postea valde turgidum, in utraque placenta 5—6-ovulatum. Legumen sessile, a ventre depresso cubico-sphæricum, c. 9 mm. longum, 5 mm. latum, 8 mm. crassum,

glaberrimum, læve, basi subtruncatum, apice impressiusculo abrupte in rostrum breve deflexum abiens, in margine ventrali (seminifero) obsolete obtuseque canaliculatum, in margine dorsali haud costatum, exacte biloculare, loculis inter semina texto spongioso semi-repletis. Semina (nondum matura) reniformia, compressa. — Fl. & fr. Majo.

Icon.: Fig. 3 *a—d* (p. 67) & Fig. 4 (p. 70).

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Grand Atlas: Pentcs rocailleuses à Imin Tala, c. 1350 m., leg. J. FRÖDIN.

Par sa vivacité, sa pubescence formée de poils simples fixés à leur base, ses fleurs distinctement pédicellées, sa corolle caduque etc., cette espèce appartient au sous-genre *Phaca* (L.) BGE. D'après le Conspectus de BUNGE (l. c., XI, p. 19), elle devrait être placée dans la section *Hemiphaca*, mais elle n'est évidemment en relations étroites avec aucun des représentants de ce groupe oriental. — Par son port, ses feuilles, son calice etc., elle se rapproche plutôt de certaines espèces de la section *Hemiphragmium* BGE., notamment des *A. australis* (L.) LAM. et *A. alpinus* L., mais elle est très distincte de l'un et de l'autre par ses folioles retuses ou émarginées au sommet, ses pédicelles bibractéolés, et surtout par la gousse, qui est absolument sessile, tronquée à la base et au sommet et, à l'état développé, presque aussi grosse que longue. Elle diffère en outre de l'*A. australis* par ses ailes entières (non pas bilobées), et de l'*A. alpinus* par ce que les ailes sont de beaucoup plus longues (et non pas plus courtes) que la carène et que la gousse est tout à fait glabre.

A. glaux L. Sp. pl., ed. I, p. 759 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 253. — Champs arides entre Oumenast et Amismiz; Amismiz, dans les alluvions de l'oued. 800—1000 m.

A. narbonensis GOUAN Illustr., p. 49 (1773).

Var. *atlanticus* [BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 306 (pro subsp.) & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 433 (1878)]. — Pentcs des montagnes, à Asni; c. 1000 m.

Ma plante a été récoltée à l'embouchure de la même vallée du Grand Atlas où BALL avait rencontré son *A. atlanticus*, et il n'y a pas de doute qu'elle ne soit identique avec celui-ci. Je ne puis cependant la séparer spécifiquement de l'*A. narbonensis*, les différences indiquées par BALL étant en réalité trop variables. Elle diffère un peu de l'*A. narbonensis* de France par ses fleurs et folioles plus grandes et par ce que les folioles ne sont velues que sur les bords et sur la nervure de la face inférieure. Par ces caractères elle se rapproche plutôt de l'*A. africanus*, plante d'Algérie également voisine de l'*A. narbonensis* mais décrite par BUNGE (l. c., XI, p. 61 & XV, p. 104) comme espèce à part. — De même que les spécimens rapportés par BALL, mes échantillons ne portent malheureusement pas de fruits assez développés pour qu'on puisse les comparer avec ceux des deux autres types mentionnés. BUNGE différencie son *A. africanus* vis-à-vis de l'*A. narbonensis* par »legumen multo majus» etc. D'après un échantillon fructifère recueilli par WARION (Prov. d'Oran: Clairières des forêts, au Télagre), les gousses de l'*A. africanus* ne sont pas

sensiblement plus grandes que celles de l'*A. narbonensis* mais présentent une forme bien différente: elles sont très renflées, au moins aussi grosses que larges et à peine sillonnées sur le dos, qui est fortement bossu supérieurement, de telle façon que le fruit devient largement tronqué au sommet et que le style paraît latéral.

Biserrula Pelecinus L. Sp. pl., ed. I, p. 762 (1753). — Amismiz, dans les alluvions de l'oued; Demnat. — 850—1100 m.

La plante varie beaucoup en ce qui concerne la forme et le nombre des folioles, la longueur des dents calicinales, la forme et la dentelure des gousses, qui d'ailleurs sont tantôt pubescentes, tantôt glabres sur les deux faces ou du moins en dessous, etc. — La forme des deux localités mentionnées est caractérisée par ses gousses étroites, (sauf les dents) larges de 4 mm. sur 15 à 25 mm. de long, courbées en fer à cheval et décrivant souvent un cercle complet, à bords fortement défléchis et à dents courtes, séparées par des sinus très larges; les sutures de la gousse sont noirâtres et les faces plus ou moins panachées d'un brun foncé. — Sur les pentes des montagnes au-dessus d'Amismiz j'ai rencontré une forme très différente, qui mérite d'être considérée au moins comme une variété remarquable:

Var. **brevipes**. — Nova var. — Inflorescentia subsessilis vel brevissime stipitata, stipite tantum 3—5 mm. longo, quam petiolo folii fulcrantis 2—4-plo brevior. Legumen undique pubescens, c. 10—16 mm. longum, absque dentibus c. 6 mm. latum, leviter sursum curvatum, marginibus non deflexis, dentibus simplicibus brevibus triangularibus acutis, sinibus late rotundatis separatis. — Dans toutes les autres formes de l'espèce que j'ai vues, le pédoncule de l'inflorescence est au moins deux fois aussi long que le pétiole de la feuille axillante.

Scorpiurus sulcata L. Sp. pl., ed. I, p. 745 (1753). — Pentes pierreuses du Dj. Guéliz près Marrakech.

Ornithopus compressus L. Sp. pl., ed. I, p. 744 (1753). — Coteaux calcaires à Amismiz, c. 1200 m.

Coronilla viminalis SALISB. Parad. lond., tab. 13 (1806—7); BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 427. — *C. pulchra* BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 307. — Broussailles, à Amismiz, à Oucheffine et à Tagadirt N'Bourd; 900—1100 m. — Les fleurs ne sont jamais jaunâtres, mais blanches à ailes et étendard d'un rose pâle.

C. minima L. Amoen. acad., IV, p. 327 (1759); *C. min. α genuina* GREN. & GODR. Fl. de Fr., I, p. 496. — Coteaux calcaires à Amismiz, c. 1100 m.

C. ramosissima BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 306 (pro subsp.); Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 427 (1878). — Pentes broussailleuses à Oucheffine et à Tagadirt N'Bourd; 900—1000 m.

C. scorpioides [L. Sp. pl., ed. I, p. 744 (1753), sub Ornithop.] M. & K. Deutschl. Fl., V, p. 201 (1839). — Moissons, à Marrakech.

Hippocrepis minor MUNBY Fl. de l'Alg., p. 80 (1847); MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 79. — *H. multisiliquosa* var. *major* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 429 (1878). — *H. Salzmanni* BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 289 (1888

4-90), quoad plantam algeriensem; non Boiss. & Reut. in Boiss. Diagn. pl. or., No 2, p. 101 (1843).

Var. *brevipetala* MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 80 (1897) (Acta reg. soc. Physiogr. Lund., T. VIII). — Coteaux calcaires etc., en plusieurs stations des environs de Marrakech; Oumenast; Iggoudert, entre Oumenast et Amismiz. 450—900 m.

De même que la plante de Tunisie (Dyr-el-Kef), celle du Maroc diffère à plusieurs égards de l'*H. minor* typique (CHOUL. Fragm. fl. alg. exs., n. 523; BILLOT Hb. Font. norm., n. 32). Ainsi, les fleurs sont bien plus petites; le tube du calice est glabre, et les dents, qui sont largement triangulaires (non pas lancéolées) et dont les trois inférieures n'égalent que la moitié de la longueur du tube, ne sont velues que sur les bords; les onglets des pétales sont bien plus courts par rapport aux limbes; enfin, les ailes ne sont pas sensiblement plus longues que la carène, tandis que dans l'*H. minor* typique elles la dépassent considérablement. Certains échantillons algériens paraissent cependant établir le passage entre le type de l'espèce et la variété, qui sans doute existe aussi dans la région montagneuse de l'Algérie.

H. multisiliquosa L. Sp. pl., ed. I, p. 744 (1753), p. p.; MOR. Fl. sard., I, p. 545, tab. 66. — Assez répandu aux environs de Marrakech.

H. scabra DC. Prodr., II, p. 312 (1825); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 290. — Coteaux calcaires à Amismiz et à Asni. 1000—1100 m. — Sous une forme à tiges grêles, décombantes, allongées (jusqu'à 45 cm.), à feuilles glabrescentes, les inférieures souvent 5—7-foliolées, à folioles obovales, celles des feuilles inférieures émarginées, à pédoncules très longs, à calices glabres, et à gousses pourvues de papilles très allongées sur les parties séminifères.

H. membranaceum Coss. & BAL. in Bull. soc. bot. Fr., XX, p. 246 (1873) & in Coss. Ill. fl. atl., VI, p. 47, tab. 127. — Forme de grands peuplements dans la vallée de l'Oued Nfis, à Tagadirt N'Bourd, c. 850 m. Atteint souvent la hauteur de 3 m.

H. coronarium L. Sp. pl., ed. I, p. 750 (1753). — Marrakech, dans une palmeraie.

H. spinosissimum L. Sp. pl., ed. I, p. 750 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 294. — Exs.: BOURG. Pl. d'Esp. 1851, n. 1149. — Pentes herbeuses entre Asni et Tabannaout, c. 800 m.

Onobrychis saxatilis LAM Fl. fr., II, p. 653 (1779); ALL. Fl. ped., I, p. 323, tab. 19 f. 1 (1785).

Var. *tagadirtensis*. — Nova var. — Planta c. 5 dm. alta. Internodia subelongata, ideoque stipulæ distantes, haud imbricatæ. Foliola 12—25 mm. longa, 3—5 mm. lata, supra glaberrima, subtus adpresse pilosula, subacuta, longiuscule acuminata. Bracteæ tubum calycis æquantes vel paulo breviores. Flores 13—16 mm. longi. Dentes calycini tubo sesquilongiores. Corolla albida, striis rubris omnino destituta, calyce 2,5—3-plo longior; vexillum elongato-oblongum, carinam superans; alæ lineari-oblongæ, calycem duplo superantes. Fructus in margine inferiore

denticulis 5—7 obtusiusculis ornatus. — Pentes broussailleuses de la vallée de l'Oued Amassine, au nord de Tagadirt N'Bourd, c. 1000 m.

Diffère du type de l'espèce, qui se trouve non seulement en Europe mais aussi dans le nord du Maroc [Oued Redem, leg. GANDOGER 1910—11 (Hb. Mus. Lund.)], par sa taille plus élevée, ses fleurs plus grandes (dans le type de 10 à 12 mm.), sa corolle blanchâtre, tout à fait dépourvue de stries rouges, et plus de deux fois aussi longue que le calice, par son étendard allongé-oblong, non pas largement ovale, et ses ailes également plus allongées. — *L'O. sax. v. atlantica* BATT. & MAIRE se distingue de notre plante, d'après la description (in Bull. soc. d'Hist. nat. Afr. du Nord, XII, p. 43), par ses rameaux courts, à gaines stipulaires imbriquées, son indument plus dense, ses folioles arrondies au sommet, ses dents calicinales plus courtes et son étendard un peu plus court que la carène.

O. crista-galli [L. Syst. veg., ed. XIII, p. 563 (1774), sub Hedysaro] LAM. fl. fr., II, p. 652 (1779); BOISS. Diagn. pl. or., No 9, p. 108; COSS. in Bull. soc. bot. Fr., IV, p. 139 (1857). — Champs incultes à la gare d'Oued Tensift.

Conformément aux indications de DURIEU et de COSSON (l. c.), les jeunes plantes sorties des fruits de mes échantillons ont présenté, au-dessus des feuilles cotylédonaire, de 2 à 4 feuilles (phyllodes) réduites à un pétiole filiforme dépourvu de folioles.

Ebenus pinnata DESF. in Act. soc. hist. nat. par., XXI, tab. 3 & Fl. atl., II, p. 152 (1800). — Coteaux argileux à Demnat, c. 900 m.

Vicia lutea L. Sp. pl., ed. I, p. 736 (1753); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 269. — Moissons etc., commun aux environs de Marrakech.

V. sicula GUSS. Fl. sic., II, p. 292 (1843). — *Orobis atropurpureus* DESF. Fl. atl., II, p. 157, tab. 196 (1800). — Pelouses, à Aguedal près Marrakech.

V. varia HOST Fl. austr., II, p. 332 (1831); WILLK. & LGE. Prodr. fl. hisp., III, p. 304; BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 272. — Moissons à Marrakech.

V. atropurpurea DESF. Fl. atl., II, p. 164 (1800); BATT. & TRAB. Fl. de l'Alg., I, p. 273. — Moissons etc., très répandu aux environs de Marrakech; Oumenast.

V. erviformis Boiss. Voy. en Esp., II, p. 191 (1839—45).

Var. *mauritanica* [BATT. in Bull. soc. bot. Fr., XXXVI, p. CCXX (1889), pro sp.]. — *V. erviformis v. dasycarpa* BATT. Suppl. au Phanér., p. 42 (1910). — Pentes broussailleuses entre Demnat et Imi N'Ifri, c. 1000 m.

La plante de Demnat diffère de celle d'Espagne (Exs.: BOURG. 1849, n. 178; REVERCH. 1870, n. 527) par ses stipules plus larges et plus brièvement acuminées, par ses grappes moins fournies (composées, dans mes échantillons, de 4 ou 5 fleurs seulement), et par ses gousses très brièvement stipitées et densément argentées-soyeuses. Par l'indument du fruit elle correspond au *V. mauritanica* BATT., qui cependant, d'après la description, serait caractérisée par »racemo polysticho, multifloro».

V. leucantha BIV. Sic. pl. cent. I (1806). — Exs.: ROSS Hb. sic., n. 828; LOJACONO Pl. sic. rar., n. 482. — Maroc sept.: Tetuan, leg. GANDOGGER 1910—11, sub nom. »*V. erviformis* BOISS.» (Hb. Mus. Lund.).

Espèce nouvelle pour la flore du Maroc.

V. rerayensis (BALL) Nob. — Nova spec. e sect. *Cracca* (Riv.) WILLK. — Planta perennis. Caules numerosi, scandentes, 0,5—1,5 m. alti, angulati, pilis brevibus patentibus parce puberuli vel subglabri. Folia cirrho longo ramoso terminata, 4—7-juga, absque cirrho 5—8 cm. longa, 2—4,5 cm. lata, patentia; foliola satis distantia, elliptico-vel elongato-oblonga, obtusiuscula vel subacuta, mucronulata, 12—22 mm. longa, 3—7 mm. lata, supra glaberrima vel subglabra, subtus pilis mollibus subadpressis parce puberula; stipulae ± petiolatae semisagittatae, integrae, inferiores lanceolato-lineares, superiores lineari-subulatae. Racemi florendi tempore folio fulcrante multo breviores, postea elongati folium subaequantur vel paulo superantes, subunilaterales, laxi, 3—8-flori. Flores 10—12 mm. longi, nutantes. Calyx valde zygomorphus, submembranaceus; tubus oblique campanulatus, pilis mollibus subadpressis pubescens; dentes parce ciliolati valde inaequales: superiores e basi latissima triangulares, breviter apiculati, conniventes, subrecurvi, tubo 3—4-plo breviores, inferiores e basi lanceolata lineari-subulati, tubum subaequantur. Vexillum luteolo-albidum, antice venis violascentibus ornatum, oblongum, basin versus vix attenuatum, apice late ac profunde emarginatum, alas 1,5—2 mm. superans; alae albae antice luteolae carinam c. 1,5 mm. superantes; carina apice atro-violacea, 7,5—8 mm. longa, tubo calycis quadruplo longior, unguibus in tertia parte inferiore liberis quam limbo longioribus, limbo antice sensim curvato. Stylus a lateribus compressus, apice circumcirca hirtellus. Ovarium oblongo-lineare, 4—6-ovulatum, basi in stipitem tubum calycinum aequantem attenuatum. Legumen 32—35 mm. longum, c. 10 mm. latum, compressum, oblongum, apice basique obliquum, 3—6-spermum, nunc ad suturas tantum pilosiusculum nunc undique pilis brevissimis subadpressis puberulum. Semina 3 mm. diam., hilo oblongo-lineari sextam partem peripheriae seminis aequante. — Fl. & fr. Majo.

Syn.: *V. glauca* var. *rerayensis* BALL in Journ. of Bot. 1873, p. 332 & in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 437.

Aire géogr.: *Maroc mérid.* Région du Grand Atlas: Broussailles, à Amismiz et en plusieurs endroits entre Amismiz et Tagadirt N'Bourd, 900—1000 m. (MURB.); »in convalle Ait Mesan a 2400 ad 2600 m.» (BALL); in jugo Tagherot (REIN & FRITSCH, fide BALL).

La plante décrite par BALL (ll. cc.) sous le nom de *V. glauca* v. *rerayensis* mérite d'être considérée comme une espèce bien distincte du *V. glauca* PRESL [Delic. prag., I, p. 37 (1822)]. — Exs.: BAL. Pl. d'Alg. 1853, n. 1027; LOJACONO Pl. sic. rar., n. 481]. Elle en diffère, en effet, par sa taille bien plus élevée, ses feuilles de 2 à 3 fois plus longues, à vrilles rameuses très développées et à folioles espacées, non pas rapprochées, par son calice, qui n'est pas régulier à dents supérieures linéaires comme les autres et égalant la longueur du tube, mais très zygomorphe, les dents

supérieures étant largement triangulaires, recourbées-conniventes et de 3 à 4 fois plus courtes que le tube, par les ailes, qui sont de 1,5 à 2 mm. plus courtes que l'étendard et de 1,5 mm. plus longues que la carène (dans le *V. glauca* elles sont à peine plus courtes que l'étendard et de 3 à 4 mm. plus longues que la carène), par le limbe de la carène, qui est plus court (et non pas un peu plus long) que les onglets et dont la marge inférieure est moins subitement courbée en haut vers le sommet, par les gousses, qui atteignent la longueur de 32 à 35 mm. au lieu de 15 à 20 mm. et la largeur de 10 mm. au lieu de 6 à 7, et enfin par le hile, qui occupe le $\frac{1}{6}$ et non pas à peine le $\frac{1}{8}$ de la circonférence de la graine.

V. calcarata DESF. Fl. atl., II, p. 166 (1800); MURB. Contrib. fl. Tun. etc., I, p. 74. — *V. biflora* BALL in Journ. Linn. soc., Bot., XVI, p. 437. — Moissons, à Marrakech.

V. gracilis LOISL. Fl. gall., ed. I, p. 460 (1806—7). — *Ervum gracile* DC. — Champs incultes à Marrakech.

Lathyrus Ochrus [L. Sp. pl., ed. I, p. 727 (1753), sub *Piso*] DC. Fl. fr., IV, p. 578 (1805). — Moissons etc., à Marrakech.

L. articulatus L. Sp. pl., ed. I, p. 731 (1753); GREN. & GODR. Fl. de Fr., I, p. 479. — Moissons etc., très répandu aux environs de Marrakech.

Dans ses Contrib. fl. atl. [p. 30 (1919)], M. BATTANDIER dit que »tout ce que nous avons en Algérie sous le nom de *L. Clymenum* L., y compris le *L. tenuifolius* DESF., doit d'après la forme du style, être rapporté au *L. articulatus* L.» En effet, cette dernière espèce est, dans tout le Nord-Ouest de l'Afrique, bien plus répandue que le *L. Clymenum*, et je ferai observer, à ce propos, que les spécimens tunisiens récoltés par moi à Hamammet, Dj. Bargou, Kessera, Maktar et El Hafay et déterminés »*L. Clymenum* L. subsp. *L. tenuifolius* DESF.» appartiennent en réalité au *L. articulatus*. Toutefois, le vrai *L. Clymenum* existe, lui aussi, en Algérie: la plante de St.-Antoine près Philippeville qui a été distribuée par CHOLETTE dans ses exsiccata (Fragm. fl. alg. exs., n. 332) a le sommet du style contracté en cette pointe subulée réfléchie qui est propre au *L. Clymenum* et qui manque tout à fait au *L. articulatus*.

L. Aphaca L. Sp. pl., ed. I, p. 729 (1753). — Coteaux calcaires à Amismiz, c. 1100 m.

L. Cicera L. Sp. pl., ed. I, p. 730 (1753). — Moissons etc., très répandu aux environs de Marrakech.

L. sphæricus RETZ. Obs. bot., III, p. 39 (1783). — Asni, pentes herbeuses de la vallée de l'oued, c. 1000 m.

Var. *pilosulus*. — Nova var. — Caulis tota longitudine pilis mollibus patentibus vel subrecurvis plus minus dense obsitus. — Asni, en compagnie du type, auquel la variété est reliée par des formes intermédiaires.





Aira Reverchonii MURB. — $\frac{1}{1}$.



Festuca (Nardurus) demnatensis MURB. — $\frac{1}{1}$.



Polycnemum Fontanesii DR. & MOQ. Subsp. *P. maroccanum* MURB. — 1/1.
b. & c. *P. Fontanesii* DR. & MOQ.



Silene tagadirtensis MURB. — $\frac{1}{1}$.



Pantorrhynchus maroccanus MURB. — ⁹/₁₀.



Reseda myriosperma MURB. — $\frac{1}{1}$.



Genista demnatis COSS. ap. MURB. — 1/1. — b. *G. cephalantha* SPACH.



Ononis marmorata MURB. — $\frac{1}{1}$.



1—3 *Trifolium acutiflorum* MURB. (Fig. 1 $\frac{1}{1}$). — 4 & 5 *T. lappaceum* L.



Astragalus atosanguineus MURB. — $\frac{1}{1}$.



Astragalus schizotropis MURB. — $\frac{1}{1}$.



Astragalus maurorum MURB. — $\frac{1}{1}$.

TEKTONISKA OCH PETROGRAFISKA UNDER-
SÖKNINGAR INOM FENNOSKANDIAS
SÖDRA RANDZON

I

RÖSTÅNGA-FÄLTET

AV

ASSAR HADDING

MED 11 TEXTFIGURER, EN KARTA OCH 5 TAVLOR

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Föredragen i K. Fysiografiska Sällskapet den 8 mars 1922.

LUND 1922
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

Fennoskandia är på nästan alla sidor genom förkastningar skilt från omgivande områden. På flera ställen vid dess gränser har man också studerat dislokationerna, men i de flesta fall har det ej varit möjligt vare sig att bestämma deras storlek och betydelse eller att avgöra, under vilken geologisk tidsperiod de ägt rum. Av de undersökningar som företagits äro utan tvivel de betydelsefullast, som utförts av de norska geologerna över dislokationsfältet vid Kristianiafjorden. Detta fält ligger visserligen helt innanför Fennoskandias gränslinje, men de i fältet uppträdande brottlinjerna stå dock otvivelaktigt i intimt samband med dem som i dessa trakter avgränsa Fennoskandia. Av särskilt stor betydelse för undersökningen av dislokationerna är givetvis det förhållandet, att de även uppträda i de fossilförande paleozoiska sedimentära bergarterna. Utom vid Kristianiafjorden finna vi paleozoiska sediment på ännu några ställen i Fennoskandias randzon, men endast inom ett enda litet område i densamma förekomma både paleozoiska och mesozoiska sediment. Detta område är som bekant Skåne.

Genom NATHORSTS, ERDMANNS och andra svenska geologers undersökningar veta vi att Skåne är genomdraget av i NW—SO löpande förkastningslinjer. Dessa framträda ej endast i morfologien utan även såsom formationsgränser. Genom de på 1870-talet och senare utförda undersökningarna har man även fått en allmän föreställning om dislokationernas storlek och ålder. De synnerligen intressanta observationer man gjorde för ungefär 40 år sedan, borde hava lockat till nya studier över Skånes tektonik. Hittills har man emellertid endast i ringa grad befattat sig med denna och man har aldrig sökt att genom några detaljundersökningar vinna en djupare inblick i t. ex. det sätt varpå dislokationerna ägt rum eller den inverkan de haft på berggrunden och morfologien. Ej heller har man på allvar tagit upp problemet: i vilket förhållande till varandra stå Skånes morfologi, berggrund och tektonik. Det återstår oss också att utreda den roll dislokationerna spelat i avgränsandet av det Fennoskandiska urbergsområdet från det vidsträckta sedimentfältet i söder. Med föreliggande arbete menar förf. sig långt ifrån hava slutbehandlat dessa frågor men vågar dock hoppas att den inom Röstångafältet utförda undersökningen skall bidra till deras lösning.

Vid en undersökning av de tektoniska förhållandena inom en dislokationszon är det tre faktorer, som böra särskilt beaktas: tektonikens framträdande i morfologien,

de tektoniska formationsgränserna samt de i samband med dislokationerna bildade bergarterna. Vid studiet av de morfologiska och tektoniska dragen förtjäna ej endast de mera storslagna såsom horstar och gravsänkor att observeras utan även mindre iögonenfallande detaljer t. ex. förklyftningsriktningar, smärre förkastningar och krosszoner. Endast genom undersökning av även dessa detaljer blir det möjligt att bestämma dislokationernas inbördes ålder och deras betydelse för morfologien.

Ej sällan äro de i samband med en dislokation bildade bergarterna av betydelse för bestämning av dislokationens ålder, och stundom äro de det enda säkra beviset för att en brottlinje förefinnes. Det är särskilt tvänne typer av bergarter som äro av intresse i tektoniskt hänseende nämligen dels rivningsbrecciorna, dels de gångformigt uppträdande ytbergarterna. Då förf. för några år sedan påbörjade en undersökning av dislokationerna i Skåne, ägnades också dessa bergarter ett särskilt studium. Bland annat gjordes en ingående granskning av diabaserna, framför allt med hänsyn till deras uppdelning i olika petrografiska typer samt deras svärmartade uppträdande. De flesta av de talrika gångarna undersöktes i fältet, men då det endast å relativt få ställen var möjligt att se deras förhållande till sidobergarten eller studera dennas beskaffenhet, erhöles sällan någon upplysning om det närmre sambandet mellan eruptiverna och tektoniken. Detta samband måste emellertid, enligt mitt förmenande, först underkastas en undersökning, innan de nämnda eruptivgångarnas »tektoniska karaktär» kan rätt uppskattas.

Under de senaste åren har förf. av ovan anförda anledning utfört tektonisk-petrografiska detaljstudier på några ställen i Skåne, nämligen vid Kullen (Arild, Mölle, Nyhamn), vid Söderåsen (Björnekulla klint, Skäralid, Röstånga) och vid Romeleåsens norra utlöpare (Björnstorps, Dalby, Billebjer, Hardeberga). Det hade givetvis varit önskvärt att dessa undersökningar hade kunnat slutföras på alla punkter, innan de framlades, men, då jag måst göra en uppdelning av materialet, har jag av flera skäl först velat avhandla Röstångafältet.

Knappast någonstädes i Skåne finna vi inom ett litet område så rika växlingar i berggrunden, så intressanta morfologiska drag och så påtagliga tektoniska rubbningar som i Röstångafältet. Ingenstädes torde vi heller kunna bättre studera sambandet mellan morfologi, tektonik och berggrund.

Röstångafältets morfologi.

Som en blick på de topografiska och geologiska kartorna visar, är Röstångafältet beläget vid Söderåsens sydöstra hörn, och det omfattar till en del åsens gneiser, till en del de kambro-siluriska sedimenten. Av de allmänna tektoniska och petrografiska förhållandena kan man nästan sluta sig till att trakten även i morfologiskt hänseende måste hava åtskilligt av intresse att bjuda på. De undersökningar, som tidigare utförts inom området visa även, att så är förhållandet; det är nog att erinra om, att det mycket omskrivna Odensjöbäckenet ligger i Röstångaområdet. Innan vi övergå till att närmare granska de morfologiska detaljerna inom detta område, böra vi emellertid taga en överblick över dess närmaste omgivning, särskilt Söderåsen i dess helhet.

Sedd från sandfälten vid Ljungbyhed och Bonarpshed eller från lerslätterna kring Åstorp gör åsen sig starkt gällande i landskapsbilden. Horstkaraktären är nog så påtaglig och framträder särskilt tydligt om man rundar åsens nordvästra spets och tar en samlad överblick över hela den norra delen. Den relativa höjden är eljest ingalunda stor, vid Åstorp ungefär 30 m, vid Kärreberga och Wrams Gunnarstorp 60 m. Brytningen mellan de odlade eller i varje fall skoglösa slätterna och åsens skogklädda sidor är emellertid ofta mycket framträdande.

På ungefär 170 meters höjd finna vi vid åsens mitt en kullig platå. Från denna platå sänker sig åsen i mer eller mindre tydliga avsatser åt alla håll. Omstående teckningar äro särskilt av intresse därför att de visa, att åsen nordväst om Röstånga (tvärprofilerna 1—4) är i morfologiskt hänseende av en helt annan typ än sydost om denna plats (profil 5). Den starkare utjämningen av åsen i dess sydvästra del har ej sin grund enbart i de tektoniska förhållandena utan även i berggrundens beskaffenhet. Denna utgöres nämligen i åsens sydöstra del av sedimentära bergarter, mest mjuka silurskiffer, men i övrigt av kristallina bergarter.

Av allmän morfologisk betydelse äro också de riktningar, som vi finna mest framträdande hos åsen. Att dessa även hos en stor del av dalarna, liksom hos åsens sidor, sammanfalla med åsens nordväst-sydostliga längdriktning, ger ju endast en anledning att även i deras bildning se ett tektoniskt inslag. Av vidstående tabell framgår, att riktningen varierar mellan ungefär N 60° W och N 30° W.

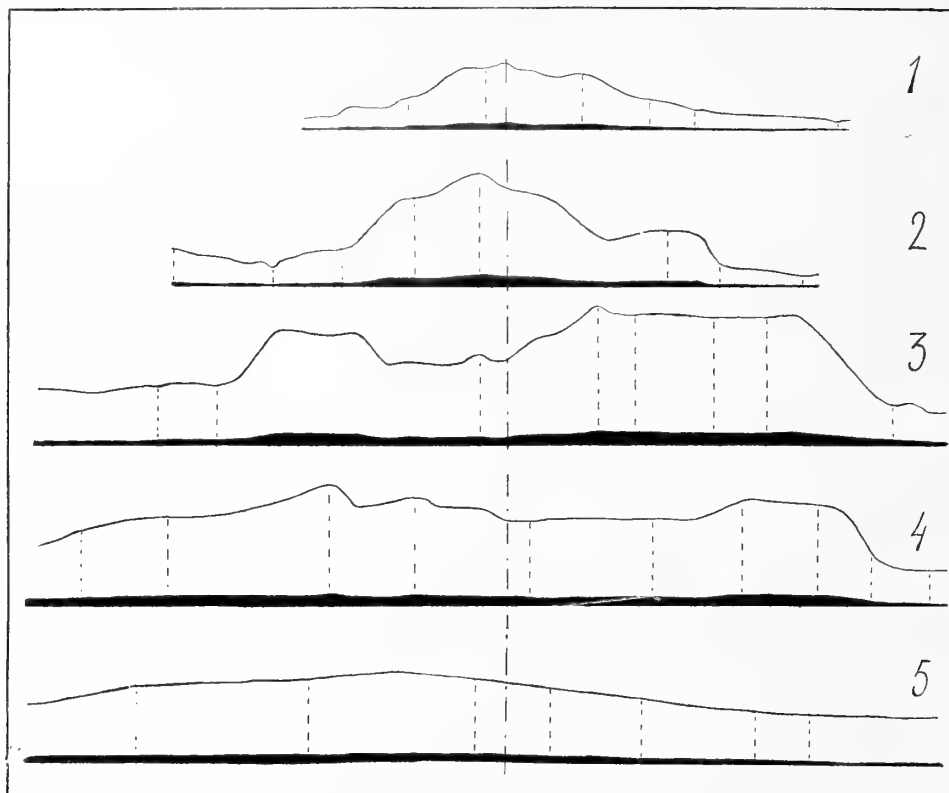


Fig. 1. Tvärprofiler genom Söderåsen. 1 Kärreberga—Wrams Gunnarstorp, 2 Mårtenstorp-Billesholm, 3 Ljungbyhed—Axelvold, 4 Härsnäs—Konga—Källstorp, 5 Röstångamölla—Ask—Torrlösa. Höjdskala: Längdskala = 10:1. Tuschade med höjd- och längdskala lika. Profilernas bas markerar havsytans nivå. Profilerna äro uppgjorda med ledning av de höjdsiffror, som finnas angivna å de topografiska, geologiska och ekonomiska kartorna.

Åsens NO-sida:

| | |
|--------------------------------------|---------|
| Magleby SW om V. Sönnarslöv..... | N 51° W |
| Bonarpshed—Ljungbyhed—Skäralid | N 56° W |
| Skäralid—Röstånga | N 30° W |

Åsens SW-sida:

| | |
|--------------------|---------|
| O om N. Wram | N 42° W |
| N om Kågeröd | N 47° W |

Dalar:

| | |
|---|---------|
| Vid Maglakärr | N 52° W |
| Klöva Hallar | N 53° W |
| OSO om Stenestad | N 52° W |
| Smörmöllan, mellan Stenestad och Kågeröd..... | N 58° W |
| Abullabo, » » » » | N 44° W |
| Nackarpsdalen | N 52° W |

Även om de nordvästliga riktningarna göra sig mest gällande i morfologien, tack vare de i denna led förlöpande tektoniska spricklinjerna, äro dock även andra riktningar starkt framträdande t. ex. i Skärålid¹. Alldeles påtaglig är en brytning i nordöstra åssidan vid Skärålid, där man mot Röstånga finner en riktning i NNW i stället för den eljest vanliga i NW till W. Som vi i den följande beskrivningen av Röstångafältet skola se kan man även i detalj följa omkastningen i de tektoniska riktlinjerna.

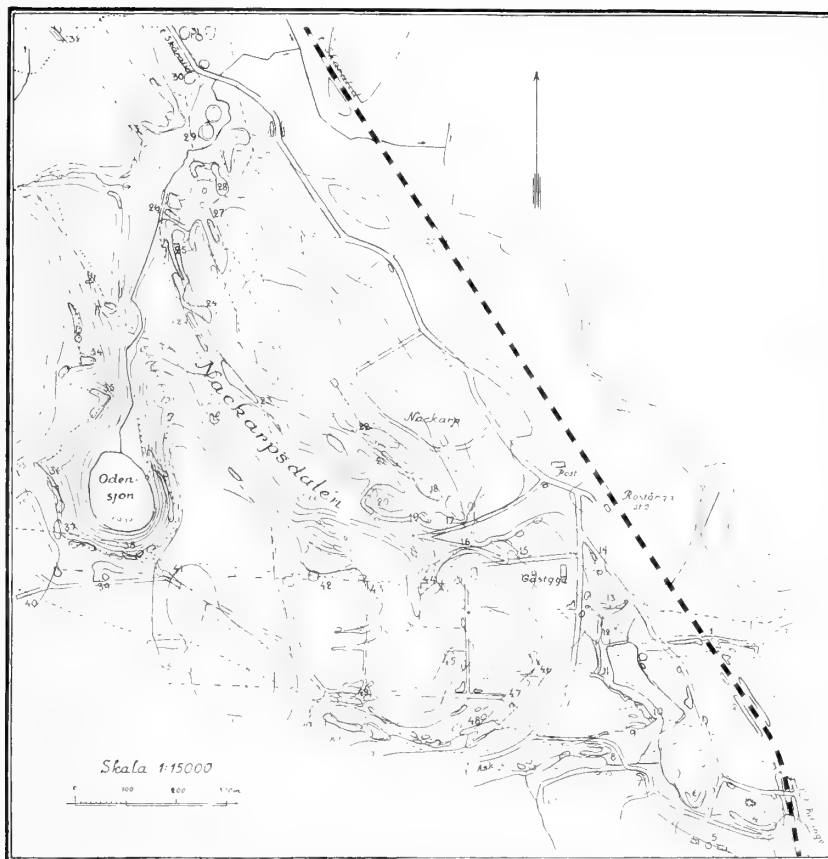


Fig. 2. Höjdkarta över Röstångafältets norra del. Ekvidistans 5 m.

Lämna vi urbergsområdet och gå till åsens fortsättning åt SO, märka vi knappast några tektoniska drag i det starkt utjämnade silurfältet. Här är det de glaciala avlagringarna och den postglaciala erosionen som blivit bestämmande för landskapets morfologiska karaktär. En granskning av berggrunden visar oss emellertid, att även detta område varit utsatt för de tektoniska störningarna.

¹ Det är knappast möjligt att efter de förefintliga kartorna bilda sig en föreställning om de riktningar, som framträda i Skäråans dalgång. Förf. har därför påbörjat en kartläggning av densamma i skalan 1:10,000, och det har därvid visat sig att dalsidornas riktning ofta är resultatet av flera tektoniska spricklinjer, väl synliga i de starkt utpräglade förklyftningsriktningarna.

Röstånga ligger vid gränsen mellan urbergsområdet i norr och silurfältet i söder, just där denna gräns tvärt avskäres genom de stora spricklinjer som markerar Söderåsens nordöstra sida. Vi hava således här båda de ovannämnda morfologiska typer, vilkas utbildning stod i ett så intimt samband med berggrundens beskaffenhet. Såsom i inledningen framhölls hava vi också här tillfälle att bättre än å kanske något annat ställe i Fennoskandias södra randzon studera de tekniska rubbningarna, deras inverkan på berggrunden och deras betydelse för den allmänna morfologiska utformningen.

Röstånga-fältets södra del upptages nästan helt av lösa sedimentära bergarter och det bjuder knappast på några i morfologiskt hänseende mera intressanta detaljer. Moräntäcket är flerstädes genomskuret, men dalarna äro föga betydande. Berggrunden kommer huvudsakligen till synes i dalbotten, mera sällan i dalsidorna. Området genomskäres av ett par diabasgångar, av vilka dock endast den sydligaste är mera märkbar i terrängen. Beträffande denna c:a 3 km S om järnvägsstationen belägna diabasgången är att nämna, att det huvudsakligen är dess nordöstra, för iserosionen starkast utsatta sida, som gör sig gällande i terrängen. På sydvästra sidan hava sedimenten varit bättre skyddade och ligga där mera i nivå med diabasens övre del.

Annorlunda gestalta sig förhållandena i Röstångaområdet norra del. Redan vid ett flyktigt besök skall man finna, att morfologien här är av mer än vanligt intresse. Särskild uppmärksamhet förtjäna de djupa dalar, som äro inskurna i åsen strax innanför dess nordostrand.

Från östra delen av Röstånga samhälle sträcker sig i nordvästlig riktning en 100—200 m bred dal. Ostsidan är låg och visar endast glaciala avlagringar. Åt O följer ett moränfält med i stort sett svag nordlig lutning. I söder är dalen tvärt spärrad genom en ost-västlig barriär, vilken dock är genombruten närmast västra dalväggen. Den breda dalen fortsätter här i en smalare mera markerad. Denna delar sig dock ganska snart i en mera västlig och en mera östlig gren. Båda bliva i silurfältet mindre framträdande.

Vi gå emellertid tillbaka till den breda huvuddalen. Järnvägen vid foten av dalsidan anger dennas huvudriktning; landsvägen uppe på sluttningen och bäcken nere i dalbotten ha också i stort sett samma riktning och visa dess verkliga, något buktande förlopp. Från dalbotten stiger terrängen åt W och SW än mera jämnt, än mera trappstegsformigt, men ingenstädes brant. På tvänne ställen äro tvårdalar inskurna i åssidan, den ena med riktning i WSW, c:a 100 m NW om gästgivaregården, den andra med mera sydlig riktning 500 m längre åt NW. Dessa båda tvårdalar leda in till en längsdal, den för sin skönhet berömda Nackarpsdalen. Den nordvästra tvårdalen fortsätter även åt S men endast en kort sträcka och slutar tvärt med det bekanta Odensjöbäcken. Utom dessa djupare dalsystem finner man emellertid även en mängd smärre dalar, vanligen med V-formig tvärprofil eller tvärbranta stup. Deras riktning är växlande och ej alltid sammanfallande med områdets mera framträdande tektoniska huvudlinjer.

Nackarpsdalen är såsom ovan sagts en längsdal i så måtto att dess riktning sammanfaller med åsens. Daleus längd är ungefär 700 m, dess bredd vid dalbotten är mestadels c:a 50 m men blir vid mitten ända till 80 m för att där- efter åt SO tvärt insnöras till endast 10 m bredd. Dalbotten är tämligen jämn och ligger omkring 65 m ö. h. I NW:a delen stiger den till 68 m för att hastigt sjunka ned till mindre än 64 m. Dalsidorna äro branta och i nedre delen täckta

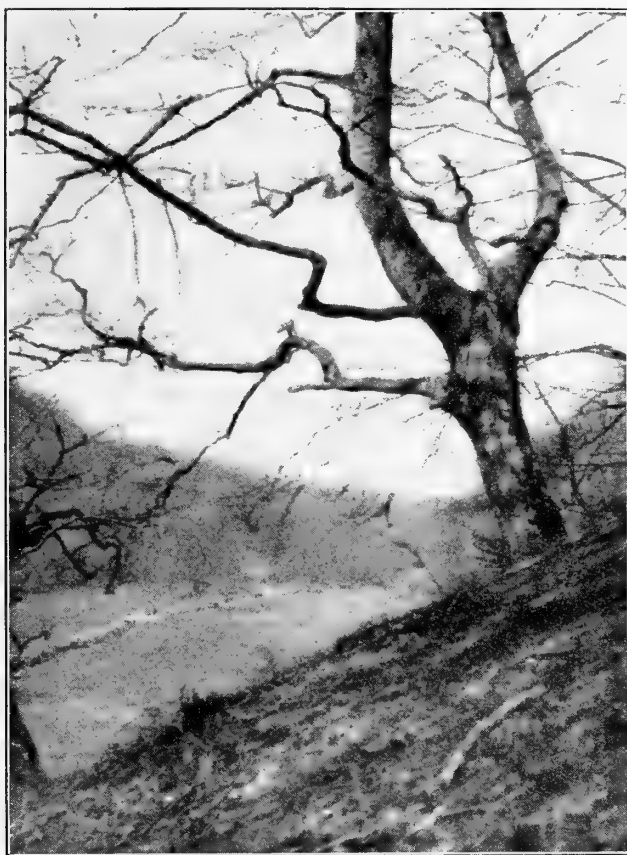


Fig. 3. Nackarpsdalen sedd mot NW från sydöstra delen, lokal 20.

av ras. Berggrunden är i dalsidornas övre delar blottad på en mängd ställen. Partiet NO om dalen når endast en höjd av 85 m ö. h. Det är uppdelat i med åsen parallella, låga åsryggar och grunda dalar. SW om Nackarpsdalens södra del finna vi på 80—85 meters höjd ett liknande, av grundare dalar genomskuret parti. Några av dessa små dalar hava samma riktning som huvuddalen, andra en avvikande, vanligen i N, NO eller ONO. Även dessa dalar äro nedskurna i berggrunden, som ofta synes i dalsidornas övre delar, under det att ras täcker de nedre. SW om Nackarpsdalens mellersta del stiger dalsidan utan avbrott till 95 meters höjd.

Som redan framhållits står Nackarpsdalen genom tvänne tvärdalar i förbindelse

med sänkningsfältet vid åsens NO-sida. Båda dalarna övergå tämligen omärkligt i Nackarpsdalen. Den norra av dem skola vi nedan behandla i samband med Odensjöbäcken.

Den södra tvärdalen tar vid, där Nackarpsdalen slutar, och man kan således även betrakta den som en till sin riktning avvikande del av denna. Dess botten ligger ungefär i samma nivå som längddalens och sluttar endast svagt utåt från denna. Bredden är ungefär 25 m. Dalsidorna äro i västra delen höga och branta, men då dalbotten endast sänker sig föga, bliva de mot öster givetvis allt lägre, ju mera dalen närmar sig sin mynning vid åsens sida. Dalens längdriktning är ONO-lig.



Fig. 4. Dal mellan kvartsbreccian (till höger å fotografien, lokal 18) och den stora diabasgången (till vänster lokal 19).

I Nackarpsdalens sidor finner man på några ställen spår av små sidodalar. Mest markerad är den som O om dalens bredaste del går åt NO. Den är mycket kort och slutar med en fördjupad, kittelformig utvidgning (vid lokal 21), från vilken längsdalar utgå åt NW och SO (se fig. 4).

Odensjödalen. Odensjön har alltid haft något hemlighetsfullt över sig, som tilltalat folkfantasierna och givit upphovet till en mängd sägner. Att den även tilltalat fantasien hos dem som sökt förklara dess bildning, framgår av litteraturen över densamma. Av denna kunna vi också förstå, att sjön och dalen erbjuda en anblick, som är enastående i sitt slag inom södra Sverige.

Sjön ligger i den innersta, överfördjupade delen av en blint slutande dal med riktning N—S. Dalsidorna nå här en höjd av mer-än 30 m över sjöns yta och, då sjön är ungefär 20 m djup¹, har dalfåran således ett djup av omkring 50 m.

¹ NATHORST anger sjöns djup vara 18—21 m. HENNIG har vid lodning 115 m S om norra stranden funnit ett djup av 19,75 m. Genom spegelavvägning bestämdes dalsidans höjd vid sjöns östra sida till 33 m.



Fig. 5. Odensjön sedd från söder mot avloppet.



Fig. 6. Konformig diabaskulle vid Odensjödalens mynning
(N om lokal 29).

Övre delen av dalsidorna utgöres till stor del av branta bergstup, de nedre däremot av lösa block. Dalens bredd är vid sjöns mitt 125 m. 200 m nordligare är dalbotten, som här ligger obetydligt under sjöns yta, hopsnörd till ett intet mellan blockanhopningarna på dalsidorna. I motsats till dalbotten, vilken vid vattenytan visar jämna konturlinjer, är däremot dalens övre linje starkt bruten efter en mängd olika riktningar, ej möjliga att i detalj återgiva på kartan. Den övre dalkanten ligger något mer än 90 m ö. h. och stiger till 95 m utom i S och SW, där vi finna ett par nog så markerade men grunda dalar, båda med nordlig eller NNO-lig riktning. Den västra dalen är under en del av året vattenförande. Längre åt norr synes i västra dalväggen en skarpt nedskuren bidal med stark stigning. Den slutar emellertid blint innan dess botten nått huvuddalens övre kant.

Ungefär 400 m N om Odensjöns södra ända flyta Odensjödalen och Nackarpsdalen samman. Deras gemensamma fortsättning har under en sträcka av 300 m Odensjödalens riktning, men böjer därefter av i NNO. Bredden är omkring 70 m. Vid dalens mynning och där dalarna flyta samman blir den dock något större. I västra dalsidan finnas ett par djupt nedskurna sidodalar, den ena riktad åt NNW den andra åt W. Även nära huvuddalens mynning äro dalsidorna sönderflikade genom små dalgångar nästan alla löpande i NNW.

Såväl Nackarpsdalen som Odensjödalen hava tämligen jämn botten utan mera märkbara upphöjningar. Ett par undantag finnas dock, nämligen dels den förutnämnda vallen och »trappsteget» i Nackarpsdalens nordvästra del, dels två konformiga kullar vid Odensjödalens mynning strax söder om landsvägen. De framträda särskilt väl, enär de ligga som en ö i den uppdämda bäcken (se fig. 6). Liknande kullar fast av mera oregelbunden form ligga även norrut utanför dalmyningen.

Röstångafältets berggrund.

Såsom redan framhållits består Röstångafältet petrografiskt av två olika delar. Gränsen mellan dem går från Röstånga kyrka åt W och WNW. Norr om denna gräns finner man endast kristallina bergarter, söder om den huvudsakligen sedimentära. I det följande skall något närmare redogöras för de olika bergartstyper, som uppträda inom de båda områdena.

De sedimentära bergarterna.

De sedimentära bergarter, som bilda berggrunden i Röstångafältets södra del, tillhöra alla kambro-silurformationen. De äldsta delarna av lagerserien finna vi längst i N, de yngsta längst i S. Lagrens stupning är i stort sett sydlig.

I den följande redogörelsen för de sedimentära bergarterna behandlas dessa endast ur petrografisk synpunkt¹. Lokalbeteckningarna äro i ett par fall desamma som använts på den av MOBERG och förf. upprättade kartan över Röstånga², men eljest lika med dem som återfinnas på den bifogade berggrundskartan.

Kambrisk sandsten.

Äldst av de sedimentära bergarterna är den vita kambriska sandstenen. Den är flerstädes blottad vid gränsen mot det kristallina området. Bankningen är överallt tydlig. Stupningen är ungefär 25° i S. Den varierar något, som nedanstående siffror visa, men dock ej så mycket som man kunnat vänta inom ett för starka tektoniska rubbningar utsatt område.

Det lider intet tvivel om, att sandstenen vid Röstånga liksom vid Hardeberga och andra ställen i Skåne avlagrats direkt på gneisen, fast denna överlagring här ej kan direkt iakttagas. Man kunde vänta, att vid gränsen mot sandstenen gneisen skulle vara mera genomvittrad, kaoliniserad, än eljest, liksom också att sandstenens understa del skulle vara konglomerat- eller arkosartad. På det ställe där de båda

¹ För upplysningar om bergarternas fossilhalt hänvisas till MOBERGS guide samt till i litteraturförteckningen nämnda paleontologiska arbeten.

² MOBERG: Guide 1919.

bergarterna kunna iakttagas i omedelbar närhet av varandra (90 m S om lok. 48, = MOBERGS Sekt. II, b.) finner man också oren kaolin emellan dem. De undre sandstensbankarna äro här och var, t. ex. vid Nedangård, något fältspatförande.

Den petrografiska beskaffenheten hos sandstenen är densamma vid Röstånga som vid Hardeberga, Kivik o. a. ställen. I undre delen är den utbildad som en kvartsitisk, nästan rent vit kvartssandsten, med omkring $1/2$ m mäktiga bankar. Denna kvartsrika form övergår uppåt i en mindre tjockbankad och mera kalkhaltig sandsten, stundom lös med föga cement. Variationerna i beskaffenheten kan man bäst iakttaga vid lok. 40, SW om Odensjön, där sandstenen visserligen är föga blottad men dock kan följas under en längre sträcka i bankar, som här och var övertvära vägen.

I Röstångafältets östra del, N om kyrkan, kommer sandstenen i kontakt med diabas. I järnvägsskärningen, där kontakten är blottad, finna vi, att sandstenen vid

denna bildar en omkring $1/2$ m. mäktig breccia med vita sandstensblock i ett starkt rödfärgat, kiselsyrerikt cement¹. Gränsen mot diabasen är skarpt markerad. Breccian är en typisk rivningsbreccia².

Samma rivningsbreccia blottades sistlidna sommar även vid bortsprängningen av en liten kulle S om lok. 48 strax N om vägen mot Ask. Breccian har samma petrografiska beskaffenhet som i järnvägsskärningen. Vid lok. 48 ligger den emellertid ej i kontakt med diabas utan med gneis.

På övriga ställen där sandstenen är blottad vid gränsen mot de kristallina bergarterna synas inga spår av breccian men väl en förklyftning av bergarten. Vi skola vid redogörelsen för Röstångafältets tektonik återkomma till dessa förhållanden och då även diskutera breccians ålder och bildningssätt.

Gråvacka.

Den vita sandstenen upptager nästan helt de sedimentära bergarternas norra gränsområde. Närmast W om Nedangårds kvarndamm komma dock yugre, mörka sandstenslager, delvis gråvackeartade, till synes nära gneisen.

Bestämbara fossil hava ej anträffats i dessa lager lika litet som i den äldre sandstenen. Till sin petrografiska beskaffenhet överensstämna lagren med den mörka olenellussandstenen vid Hardeberga. De äro emellertid mera tunnskiffiga än den senare.

¹ HENNIG omnämner breccian men säger, att den uppträder mellan kambrisk sandsten och urbergsgranit.

² I diabasen ha inga block av sandstenen observerats.

Den kambriska sandstenens stupning.

| Lokal | Stupning |
|-----------|---------------|
| 3 | 15° i S 3° O |
| 7 | 30° i S 29° O |
| 48, S om | 26° i S 10° W |
| 49, S om | 20° i S 12° W |
| 49, SW om | 32° i S |
| 41, S om | 24° i S 10° W |
| 40 | 19° i S 19° W |

Lerskiffer och kalksten.

Den kambro-siluriska lagerserie, som följer ovan sandstenen, är vid Röstånga föga blottad. På spridda ställen, mest i bäckfårorna och vid diabasgångarna, finner man dock en mängd smärre skärningar. De i dessa gjorda iakttagelserna hava, särskilt på de senare åren, kompletterats genom upptagande av nya profiler genom vissa delar av lagerserien, som ej förut varit tillgängliga för observation. Vi äga därför nu en tämligen god föreställning om lagerserien i dess helhet. Emellertid finnas ännu några luckor att utfylla. Så hava ingenstädes inom området observerats paradoxideslagren eller deras hängande, de äldsta olenuslagren, ej heller de kambrisk-ordoviciska gränslagren (de yngsta olenuslagren, dictyograptusskiffern och ceratopygekalken). De delar av lagerserien, som äro tillgängliga, visa emellertid, att denna i sin helhet torde överensstämma med den vi känna från andra ställen i Skåne. Smärre skillnader finnas dock i såväl faunistiskt som i petrografiskt hänseende.

Förf. har i annat sammanhang haft anledning närmare undersöka de mellan-ordoviciska sedimenten vid Röstånga och G. TRÖEDSSON har lämnat en redogörelse för de yngre ordoviciska lagren. Jag skall därför endast i korthet omnämna dessa bildningars petrografiska beskaffenhet.

Genom sina undersökningar kom förf. till den slutsatsen, att under mellersta ordovicium sedimentavsättningen varit betydligt större inom Röstångafältet än i södra och sydöstra Skåne. Orsaken härtil kan naturligtvis antingen vara den att sedimenttillförseln varit större inom Röstångafältet än längre söderut, eller också kan den ligga däri att förhållandena vid Röstånga varit särskilt gynnsamma för sedimentens avsättning. Avlagringarnas petrografiska beskaffenhet ger oss ej något bestämt besked om, vilkendera av de båda ovannämnda orsakerna, som är den riktiga. Möjligen hava båda samverkat. Den fossila faunans sammansättning tyder emellertid på att de ordoviciska lagren vid Röstånga avsatts på grundare vatten än de lager vi finna i södra Skåne och å Bornholm.

De äldre ordoviciska lagren, dictyograptusskiffern och ceratypogekalken äro, som förut nämnts, ej kända från Röstånga och vi kunna därför ej yttra oss om vare sig den petrografiska beskaffenheten hos dessa lager eller om deras bildning. Orthocerkalken är föga blottad, men de få bankar av densamma, som äro tillgängliga, bestå av samma täta, svartgrå typ som vi känna från Fågelsång, Komstad o. a. platser i Skåne.

Ovan orthocerkalken följer vid Röstånga liksom vid Fågelsång mjuka, svarta lerskiffrar, särskilt karaktäriserade genom sin rika graptolitfauna. Den petrografiska beskaffenheten växlar något i skilda delar av lagerserien. Tunnkluvna skiffrar med plana skiktytor äro typiska för vissa delar av densamma under det att svårkluvna »mudstones» karaktärisera andra zoner. Med förändringar i den petrografiska beskaffenheten följer i flesta fall även en märkbar förändring av faunan. Graptoliter förekomma ymnigt i de tunnkluvna skiffrarna, mera sparsamt i de tjockkluvna.

Trilobiter saknas så gott som fullständigt i dessa kalkfattiga bildningar. I chasmopslagren (mellersta dicellograptusskiffern) ökas kalkhalten, och vi finna där även enstaka kalkband. I denna del av lagerserien uppträda trilobiter något allmännare, och högre upp i lagerserien består faunan till en väsentlig del av lamellibranchiater, gastropoder, brachiopoder och ostracoder. Graptoliterna hava fullständigt försvunnit. Samtidigt har lagrens petrografiska beskaffenhet ändrats. De kalkfattiga, svarta skifferna hava övergått i ljusare, kalkrikare lerskifferar och märelskifferar.

Utan tvivel hava de anförda petrografiska och faunistiska förändringarna sin grund i en allmän landhöjning under mellan- eller sen-ordovicisk tid.

Under slutet av ordovicisk och början av gotlandisk tid sker en sänkning av Röstånga området (såväl som av övriga Skåne). Ånyo uppträda mjuka kalkfattiga lerskifferar, rika på graptoliter men utan den grundvattensfauna, som dominerar i trinucleus- och dalmanitesskifferna. Se vi emellertid på den mellersta delen av den gotlandiska lagerserien, märka vi, att kalkband och märelskifferar bliva allt vanligare. De yngsta gotlandiska lagren äro ej blottade vid Röstånga, och vi hava således ej där tillfälle att studera de sandstenar, som markera den stora regressionen vid silurtidens slut. Rastrites- och cyrtograptusskifferna visa emellertid samma petrografiska och faunistiska karaktär vid Röstånga som å övriga ställen i Skåne, och vi hava ingen anledning förmoda, att inte också colonusskiffern och de yngsta gotlandiska avlagringarna inom här avhandlade område varit lika dem som finnas bevarade i t. ex. Ringsjötrakten.

De kristallina bergarterna.

Gneis.

Övergå vi till det kristallina området, finna vi att dess berggrund väsentligen består av röd gneis. Denna är av två slag: i söder, närmast sandstenen, en formtämmligen rik på mörka mineral, samt i norra och större delen av området en annan, surare, nästan helt utan mörka mineral. Gränsen mellan de båda formerna går nästan rätlinigt i ost-västlig riktning söder om Odensjön.

Biotit-mikroclin gneis.

Den mörkare av de båda gneiserna är en *biotit-mikroclin gneis*, i vilken kvarts och röd mikroclin bilda bergartens huvudmassa. Den petrografiska beskaffenheten visar endast små variationer; parallellstrukturen är alltid mycket tydlig, och proportionen mellan de ljusa och mörka mineralen överallt ungefär densamma. Färgen växlar däremot rätt märkbart på grund av aggregatets och särskilt kvartsens färgning genom infiltration av sekundärt bildad röd eller gul järnoxid och järnoxidhydrat. Stundom blir den röda färgen särskilt djup, nästan purpurartad. Bergarten är tämligen finkornig men visar här och var grövre sura sliror eller körtlar.

Gneisen är överallt starkt förklyftad men sällan förskiffrad. Strukturen är vanligen mera sträckt än skiffrig. Strykningsriktningen eller strimmornas riktning är nordvästlig till västlig.

Under mikroskopet visar bergarten en granoblastisk struktur dock med vanligen tydlig kristallisationsskiffrighet. Denna senare framträder under mikroskopet lika mycket i de små tunna, sinsemellan parallella kvartslinserna som i biotitslirorna (Pl. II, fig. 1). Kataklasstruktur har ej observerats.

Väsentliga mineral i gneisen äro kalifältspat, sur plagioklas, kvarts och grön biotit, bibeståndsdelar apatit, titanomagnetit och zirkon, sekundärt bildade hämatit, klorit, leukoxen och kaolin.

Kalifältspaten är i allmänhet frisk. Den utgöres dels av mikroklin dels av ortoklas och är ej sällan mikropertitisk. *Plagioklasen* kan vara fullkomligt klar men är oftare matt; tvillinglamellerna äro dock tydliga. Den har sammansättningen $Ab_{87} An_{13} - Ab_{80} An_{20}$.

Kvartsen uppträder liksom fältspaten i oregelbundna korn, eller i små linser. Utsläckningen är vanligen normal, sällan undulös.

Biotiten är starkt pleokroistisk, mörkt blågrön—svagt gulgrön. Den förekommer tillsammans med malmkornen i parallella stråk. Av nästan samma gulgröna färg som glimmern äro de tämligen rikligt förekommande, fintrådiga eller småfjälliga, ej eller svagt pleokroistiska *klorit*-aggregaten. Dessa äro utan tvivel bildade ur hornblende, ehuru varken detta mineral själv eller pseudomorfoser av detsamma iakttagits.

Apatiten förekommer tämligen rikligt i oregelbundna eller äggformiga korn. Zirkon är endast iakttagen i enstaka små kristaller.

Malmkornen äro omgivna av eller helt ersatta med ett vitt, porslinsartat, knappast genomskinligt aggregat, säkerligen leukoxen. Den nybildade hämatiten finner man anhopad dels i den starkare vittrade fältspaten dels i sprickor i de övriga mineralen.

Mikroklin-gneis.

Den sura, rent röda gneisen har ofta en mycket otydlig parallellstruktur, uppkommen genom växling av kvartsrikare och kvartsfattigare lag. Bergarten har i regel en normal täthet och hållfasthet, men blir å vissa ställen lösare och lätt sönderfallande. Den erinrar då i ej ringa grad om en sandsten med föga cement. Å andra ställen verkar gneisen rent massformig; den kan då hava en utpräglad glasglans och starkt röd färg samt verka hårdare och tätare men mera spröd än eljest. Då denna senare utbildning endast påträffats i närheten av de större diabasgångarna är den säkerligen att betrakta såsom uppkommen genom kontaktmetamorfos (se sid. 24).

Under mikroskopet visar sig den sura gneisen bestå väsentligen av kalifältspat och kvarts i små oregelbundet formade korn. Härtill kommer i ringa mängd sur plagioklas, biotit, klorit, malmkorn (magnetit) samt apatit.

Kvartsen upptager bergartens huvudmassa. Den är rik på vätskeinneslutningar men är i övrigt klar, sprickfri och med normal utsläckning.

Huvudmassan av fältspaten utgöres av en vanligen frisk *mikroclin*.

Plagioklasen är sällan frisk men visar dock tydlig lamellering. Den utgöres av oligoklas med en sammansättning $Ab_{85}-An_{15}$.

Biotiten är starkt pleokroistisk, mörkgrön till ljusgul. Den liksom magnetiten förekommer endast i mycket ringa mängd.

Utom denna normala typ av den sura gneisen finner man här och var inom Röstångområdet även en med mera framträdande parallellstruktur, i vilken tunnare eller tjockare kvartsband växla med mera fältspatrika lag eller linser.

Diabas.

Näst gneis är *diabas* den till utbredningen betydelsefullaste av de kristallina bergarterna inom Röstångafältet. Den är ej begränsad till det norra området utan uppträder även i det södra, genomsättande de sedimentära bergarterna. Alla diabasgångarna hava en i stort sett nordvästlig-sydostlig riktning. De skilda gångarna äro emellertid ej fullkomligt parallella, ej heller är en gångs riktning överallt densamma.

Den mest framträdande av gångarna inom det kristallina området, i det följande kallad »*stora diabasgången*», kan man följa från järnvägsskärningen SO om Röstånga str. över stora kvarndammen förbi Turisthotellet samt vidare åt NW längs Nackarpsdalens NO-sida. Den böjer därefter åt NNW och N förbi Odensjöbäcken, varefter den återtager sin nordvästliga riktning. Vid gångens SW-sida finner man sandsten och gneis jämte några smärre breccior, vid dess NO-sida däremot en mäktig kvartsbreccia. Först i områdets norra del, där gångens riktning övergår från NNW till NW, blir breccian genom ett inskjutet gneisparti skild från diabasen.

På ett par ställen, nämligen dels i Röstånga samhälle och dels vid Odensjöbäcken, finnes diabas även N om den stora kvartsbreccian. Av denna gång, »*norra diabasgången*», ser man ej något spår mellan de båda nämnda platserna.

Omedelbart S om Odensjön uppträder en tredje, betydligt smalare diabasgång. Ungefär 100 m längre åt OSO är bergarten väl blottad i en vägskärning, men är därefter dold under moräntäcket ända till vid pass 500 m SO om Odensjön. Gången har sedan en mera ost-västlig riktning och visar en fullständigt omvandlad bergart. Vi kalla i det följande denna gång »*Odensjögången*».

Ett par smärre partier av i amfibolit omvandlad diabas, hava också observerats i gneisbranterna vid Odensjöns östra och västra sida samt strax N om kartans lokal 34.

Inom det sedimentära området uppträda tre diabasgångar nämligen en gång, å vilken kyrkan är belägen, en annan 100 m längre åt SW samt slutligen en stor och i terrängen tydligt framträdande gång vid Röstångamölla, c:a 1,2 km S om

Röstånga kyrka. I samband med gångarna inom det kristallina området skola även dessa i korthet omnämnas.

Den stora diabasgången.

SO om Röstånga järnvägsstation genomskrär järnvägen den stora diabasgången. Skärningen är 300 m lång och man kunde således vänta sig goda möjligheter att här studera bergarten. Denna är emellertid just på detta ställe så starkt förklyftad eller rent av krossad att man där endast får en mycket oklar föreställning om dess ursprungliga beskaffenhet.

Vid landsvägen strax W om järnvägen är bergarten föga blottad, och vid kvarndammen har den, som vi längre fram skola visa, en delvis säregen utbildning. Typiskt utbildad är den däremot i en skärning 150 m W om kvarndammen (lok. 46) och likaså N och W om Turisthotellet (lok. 16) samt på de ställen längs Nackarpdalen och längre norrut, där den är blottad.

I gångens centrala del är bergarten tämligen grovkornig. Fältspaten har också ofta en anmärkningsvärt röd färg och utseendet skiljer sig därför rätt mycket från det hos diabaser vanliga. Mot salbandet försvinner vanligen den röda färgen på samma gång som kornstorleken minskas. De finkorniga partierna äro i regel grå eller svarta. Porfyrisk struktur har, om vi bortse från salbandet, ingenstädes iakttagits¹ och mandlar förekomma endast mycket sparsamt. Brottet är hos de finkorniga partierna skålformigt, brottytan glatt och något fettglänsande. Med tilltagande kornstorlek minskas klyvbarheten och brottytan blir ojämn och glanslös.

Vid kontakten mot sidobergarten blir diabasen tät. Där den är frisk, har den svart färg och svagt glänsande brottyta. Oftast är den emellertid mera vittrad i salbandet än å andra ställen. Vid vittringen får den en blekt gulgrå eller grågrön färg och en lösare, ofta jordig beskaffenhet, så att den i ej ringa grad erinrar om vissa tuffer.

Under mikroskopet visar diabasen rätt stora växlingar. *Strukturen* är vanligen riktningslös, *hypidiomorf-kornig*. Vid salbanden kan den emellertid övergå i en *porfyrisk*. I de centrala, grovkorniga delarna av gången finner man stundom antydning till *ofitisk* struktur. I dessa partier är det emellertid ett annat strukturdrag som framträder betydligt mera. Nästan överallt i slipproven av denna grova form av bergarten finner man nämligen en mycket tydlig *granofyrisk struktur*, uppkommen genom sammanväxning av kvarts och fältspat. (Se fig. 3 å Pl. II). Jag har ej hos någon annan av Skånes många diabaser påträffat denna strukturform så väl utbildad som i den här avhandlade gången.

Mineralbeståndet utgöres av utom plagioklas och augit även kvarts i ej ringa mängd. Härtill kommer apatit, magnetit samt vanligen också de sekundärt bildade

¹ Enstaka större plagioklaskristaller kunna emellertid påträffas i den finkorniga bergarten.

mineralen hornblende, biotit, klorit och kaolin. På några ställen förekommer även rikligt med kalkspat.

Plagioklasen bildar överallt bergartens huvudmassa. Den uppträder i såväl idiomorf som allotrimorf utbildning. Den utgöres i regel av basisk labradorit med ungefärlig sammansättning $Ab_{33} An_{67}$. Stundom visar den emellertid zonstruktur med mot periferien avtagande anortithalt. I grovkornig, kvartsrik bergart bestämdes sammansättningen av en sådan plagioklaskristalls yttre del till $Ab_{52} An_{48}$. Den fältspat, som förekommer i granofyrisk sammanväxning med kvarts, är ännu surare. Lamellerna äro emellertid i allmänhet för små för att medgiva en säker bestämning. Endast i ett fall har en bestämning kunnat göras. Det visade sig att en oligoklas-albit förelåg.

Kvarts förekommer relativt rikligt i diabasen. Den bildar alltid fyllnadsmassa mellan de övriga mineralen.

Augiten uppträder mest i oregelbundna korn; någon gång äro de dock idiomorft utbildade, även mot plagioklasen. Den senare synes sällan genomsätta augiten. Färgen är blekt brun; pleokroism saknas. Genomgångarna efter (110) äro starkt framträdande, de efter (010) kunna vara goda men saknas i allmänhet. Tvillingbildning efter (100) är ej sällsynt. Augiten har stundom en stänglig utbildning och kristaller av denna typ visa ofta en streckning parallellt med basis. I snitt efter (010) hava tvillingar av dessa kristaller ett fjäderliknande utseende.

I optiskt hänseende visar augiten normala egenskaper. $c:c = 48^\circ$.

Augiten är till en stor del omvandlad i hornblende och klorit. Båda dessa mineral kunna uppträda tillsammans och vid sidan av frisk augit. *Uralit* med kärna av augit är ej heller ovanlig. Uralitens genomgångar äro vanligen mycket markerade. Dess pleokroism är stark, ljus gul — mörk brun. $c > b > a$; $c:c = 18^\circ$. *Kloriten* förekommer såväl i småfjälliga nästan täta aggregat som i något större radialstråligt ordnade fjäll. Pleokroism stark: c mörkbrun, b olivgrön, a blekt gul. Optiskt negativ; de listformiga tvärsnitten optiskt positiva. $c:c$ omkring 0° .

Glimmer har i några fall observerats i den grovkorniga diabasen. Den utgöres alltid av biotit, starkt pleokroistisk: ljusgul—svartbrun, $c = b > a$.

Apatit förekommer rikligt, mest i nålformiga kristaller. Malmkornen utgöras av magnetit. — I den något omvandlade diabasen uppträda kalkspat och mera sällan granat som nybildningar. Det förra mineralet är vanligt som sprickfyllnad.

Diabasens avsöndring är i gångens centralare delar typiskt pelarformig, men pelarna bliva mera sällan så vackra som hos basalt. Vid bergartens vittring falla de sönder i de från de flesta diabasförekomster välkända karakteristiska, skalformigt uppbyggda kloten.

Som inneslutningar i diabasen uppträda, så vitt jag kunnat finna, aldrig oförändrade eller igenkänubara block av sidobergarten. Däremot finner man här och var i gångens perifera delar dels grovkristallina kvarts-fältspat-aggregat, dels finkristallina sura sliror, vilka med all sannolikhet kunna antagas hava uppkommit genom omkristallisation eller assimilation av gneisblock. Bäst studerar man dessa inneslut-

ningar i den branta dalväggen W om kvarndammens södra ända. Längre fram skall en något utförligare redogörelse lämnas över dessa bildningar (sid. 25).

Den stora diabasgången har en bredd av mer än 100 m. På några ställen är den dock hopsnörd till mindre än 50 meters bredd. Morfologiskt bäst framträdande är hopsnörningen vid Nackarpsdalens början. Vid turisthotellet, där bergarten är väl blottad, kan man tämligen noggrant bestämma kontakternas läge och riktning. Den sydvästra kontaktlinien brytes tvärt genom ett över densamma mot NO framskjutet gneisparti, och man får från dalen ett intryck av att gången avklippits genom en förskjutning, varvid den nordvästra delen skjutits åt NO i förhållande till den sydöstra. Samma intryck får man av förhållandena 200 m längre åt NW vid det ställe där dalen plötsligt vidgar sig. Gångens nordöstra kontaktlinje mot kvartsbreccian förlöper emellertid jämnt och visar tydligt att någon större horisontalförskjutning ej kan ha ägt rum å dessa ställen. Den nyssnämnda utvidgningen av dalen har sin grund i en kraftig erosion i dalsidan (jfr höjdkartan), och avsnörningen av gången är här således endast skenbar. Möjligen är förhållandet detsamma W om turisthotellet, men det är ej alldeles uteslutet, att avsnörningen där är uppkommen genom förträngning i den spricka, i vilken magman trängt upp.

Vid västra sidan av kvarndammen liksom också vid pass 400 m NNW om Odensjön är avståndet mellan kvartsbreccian på ena sidan av diabasgången och gneisen på den andra reducerat till omkring 40 m. Å båda dessa ställen är minskningen av gångens bredd i så måtto av intresse som den påtagligen är begränsad till gångens översta del. Under gneistäcket vidgar sig gången, såsom man å båda ställena kan iakttaga, till sannolikt normala bredden. Vid lokal 11, W om kvarndammen, dyker diabasen ned under gneisen, likaså vid lokal 10, där ett mindre parti av diabasen sticker upp genom gneistäcket.

Vid lokalerna 24, 25 och 27 har man goda möjligheter att studera överlagringen av gneisen på diabasen. Den förra bergarten ligger som ett stort flak på den senare, nästan helt avskuret från förbindelsen med det stora gneisfältet (se kartan). Strax norr om det stora flaket finner man tvänne andra mindre gneispartier innauför diabasens kontaktlinier. Alla tre äro de rester av det gneistak, som täckt gången i dess helhet.

Den norra diabasgången.

Den norra diabasgången är synlig endast i Röstånga samhälle samt i några kullar vid Odensjöbäcken. Den sluter sig på båda platserna omedelbart intill kvartsbreccians NO-sida. Kontakten mot sidobergarterna är ingenstädes blottad och gångens bredd kan därför ej exakt uppgivas; den överskrider emellertid ej 75 m och kan ej vara mindre än 60 m.

100 m NW om gästgivaregården anstår gneis på kvartsbreccians NO-sida. Diabasgången är således här fullständigt avskuren, åtminstone vid markytan. Gångens norra del kan naturligtvis det oaktat tänkas stå i direkt förbindelse med den

södra under ett gneistäckte och härför tala bergartens likartade uppträdande och lika beskaffenhet å de båda platserna. En förbindelse med den stora gången på breccians andra sida vore också tänkbar, däremot är det, som vi längre fram skola se ej möjligt att tolka breccian som en yngre bildning, vilken klyver en bred gång på längden.

Bergarten i den norra gången skiljer sig föga från den i stora gången. Den mindre mäktigheten gör, att man i den förra aldrig finner så grovkorniga former som i den senare.

Odensjögången.

Odensjögången är endast ungefär 10 m mäktig och således betydligt mindre än de båda ovan beskrivna gångarna. Bergarten i densamma är också till större delen helt olika den i de båda andra gångarna, och olikheten har, som vi skola se, sin grund i den metamorfos, som bergarten i den mindre gången undergått.

En normal utbildning å bergarten finna vi 500 m SO om Odensjön vid lokal 49. Diabasen är här grå, medelkornig och med rostbruna vittringsklot. Under mikroskopet visar den sig vara en normalt utbildad kvartsdiabas av Kongatyp. Strukturen är utpräglat ofitisk (till skillnad från vad förhållandet är i traktens övriga diabasgångar). Augiten är mycket svagt färgad, möjligen med mera dragning i rödbrunt än hos de övriga diabaserna. Kvarts förekommer endast ytterst sparsamt.

I Odensjöns södra dalvägg har diabasen likaledes en normal utbildning. Där uppträda emellertid spår av den metamorfos, som på andra ställen är så starkt framträdande. Den ger sig makroskopiskt först tillkänna genom uppträdandet av sekundärt bildat hornblende. Därjämte får bergarten vanligen en skiftning i rött av nybildad granat. I regel visar den också en mer eller mindre tydlig parallellstruktur. Denna granatförande bergart, vars samhörighet med diabasen inte endast framgår av fältobservationerna utan även av de övergångsformer som finnas, övergår i sin tur i en hornblendebergart, rik på stora granater och med utpräglat sträckt struktur. Denna typ är särskilt väl utbildad O om lokal 49, c:a 600 m SO om Odensjön.

Under mikroskopet visar det sig, att diabasen undergått en fullständig omvandling. Augiten och labradoriten äro ersatta av hornblende, oligoklas-albit och granat. Strukturen har blivit granoblastisk. I övrigt finner man rätt starka växlingar i bergartens beskaffenhet. Augiten kan finnas till någon del bevarad även om bergarten är rik på nybildad granat. Hornblendet uppträder då i fintrådiga aggregat. Plagioklasen är omvandlad i en finkornig, tät massa rik på sericitiska inlagringar. Epidot (Pistacit) uppträder tillsammans med hornblendet i småkorniga aggregat. Magnetit förekommer rikligt, dels i små kristaller, dels som finfördelat stoft i springor i och mellan de övriga mineralen.

I en annan likaledes granatrik form av amfiboliten är hornblendet utbildat i stora oregelbundna korn, tämligen fria från inneslutningar. Pleokroism stark;

b svartbrun, c mörkgrön, a starkt gul. Kvarts finnes i relativt stor mängd jämte sur plagioklas (albit och oligoklas). Epidot saknas. Magnetiten förekommer endast i oregelbundna korn. Granaten är full av inneslutningar, mest kvarts, i mindre mängd hornblende. Strukturen är riktninglös, granoblastisk.

En tredje form av bergarten har samma mineralbestånd som den föregående, men skiljer sig från den genom en utpräglad parallellstruktur. Hornblendet är mera stängligt och ligger samlat i mörka strängar, skilda från varandra genom ljusare partier bestående av plagioklas-kvarts eller granat. Denna senare är delvis tydligt idiomorf.

De ovan beskrivna, mörka, granatrika amfibolitformerna stå emellertid ej överallt som slutresultatet av diabasens omvandling. I gångens östra del skall man finna, att metamorfosen gått längre. Amfiboliten övergår där dels i en lätt sönderfallande amfibolitskiffer, dels i en tämligen ljus hornblendebergarten med gneisartat utseende, snarast påminnande om en basisk hornblendegneis. Möjligen är denna bergart bildad genom omvandling av diabas-dränkt gneis. Under mikroskopet visa dessa bergarter en granoblastisk struktur. De bestå väsentligen av kvarts, basisk oligoklas ($Ab_{70} An_{30}$) samt hornblende, det senare av samma typ som i amfiboliten. Granat förekommer sparsamt.

Av diabasens omvandling framgår, att gången varit utsatt för starkt tryck. Det är också påtagligt, att gångens slingrande förlopp ej är primärt utan en följd av horisontella förskjutningar i berggrunden. Trots bergartens här och var starka förskiffring är dock den ursprungliga gångformen ej helt utplånad. Man kan i fältet utan svårighet följa bergarten och även iakttaga (vid lokal 48) några apofysartade utskott från gången. S om Odensjön är bergartens uppträdande något oklart. Diabasen är synlig dels i dalväggens översta del, dels i en vägskärning 75 m längre åt SO. Efter den förra förekomsten att döma är gångens riktning $N 70^\circ W$. Diabas är också synlig SW om den nordvästliga förekomsten, och bergarten är även på detta ställe starkt metamorfoserad.

Diabasgången vid Röstånga kyrka.

Bäst tillgänglig är bergarten i denna gång i branten S om kyrkan, men den är även synlig i vägen och på skolplanen NW om kyrkan samt i järnvägsskärningen SO om densamma. Gången har en riktning i NNW. Dess bredd är vid kyrkan ungefär 50 m, längre åt SO är den något mindre. Gången utkilar åt NW, men utan tvivel står den, liksom också den sydvästligare gången, i förbindelse med den stora diabasgången.

Bergarten är typisk Kongadiabas. Den är starkt förklyftad, men visar ej vare sig så stark krossning som den stora gången i järnvägsskärningen, eller så stark metamorfos som Odensjögången. Bergarten är tämligen frisk, grå till svart, i gångens mitt medelkornig. De vanliga typiska vittringsfenomenen kunna iakttagas även vid denna gång.

Den mikroskopiska strukturen är densamma som i den stora diabasgången, alltså ej ofitisk. Mineralbeståndet är också lika. Augiten är delvis uralitiserad och kloritiserad.

Diabasgången 100 m SW om Röstånga kyrka.

Denna gången är i fältet mindre framträdande än övriga här nämnda. Bergarten är blottad i vägbanan mellan de båda bondgårdarna SW om kyrkan (lok. 5). 170 m längre åt SO bildar gången en låg rygg i dalbotten. Diabasen, såväl som den kontaktmetamorfoserade skiffern vid dess sidor, har där vid flera tillfällen blottats genom grävningar. Ytterligare 100 m åt SO, strax S om de där belägna byggnaderna, påträffas diabasen ånyo under ett tunt jordtäckte. Gången har således nordnordvästlig riktning. Bredden är obetydlig.

Diabasgången vid Röstångamölla.

Gången kan från Röstångamölla följas åt SO och NW under en sträcka av sammanlagt mer än 750 m. Dess bredd är emellertid ej stor, högst 40 m. Enär de mjuka siluriska skiffrar, som omgiva diabasen, ej i samma grad som denna kunnat motstå erosionen, framträder gången som en markerad rygg. Från norra sidan, där den glaciala erosionen varit starkast, gör den ett särskilt mäktigt intryck. Gångens riktning varierar mellan NNW och WNW.

Bergarten utgöres av kvartsdiabas av samma typ, som i den stora gången.

Kontaktmetamorfos vid diabaserna.

Diabasernas kontaktzoner äro aldrig mäktiga. I de kristallina bergarterna kunna de till och med helt saknas. I de sedimentära bergarterna, särskilt i lerskiffer och kalksten, kan emellertid metamorfosen vid de större gångarna vanligen spåras en eller några få meter från kontakten.

I Röstångaområdet äro diabaskontaktarna flerstädes blottade, och då sidobergarterna än utgöres av gneis, än av sandsten, lerskiffer eller breccior, har man således gott tillfälle att jämföra kontaktverkningarna å skilda bergarter.

Kontaktorna mellan diabas och gneis äro vid Röstånga av två slag; de i det närmaste vertikala kontaktorna vid gångarnas sidor och de mera horisontella eller snett liggande kontaktorna mellan gångarna och deras tak av gneis. Vid de senare är kontaktmetamorfosen ofta mycket tydlig, vid de förra däremot knappast märkbar.

Vid Nackarpsdalens NW-ända är bergarten, som förut påpekats, i gneistäcktet ovan den stora diabasgången starkt röd, och den gör därför intryck av att vara mindre omvandlad än på andra ställen, där den är blekt röd och har en mer eller mindre kaoliniserad fältspat. Under mikroskopet visar det sig emellertid att även i den röda bergarten fältspaten är starkt vittrad och att den röda färgen härrör av det

hematitstoft, varmed fältspaten är impregnerad. Den röda zonen har en mäktighet av omkring 1 m.

Vid lokal 25 iaktogs vid kontakten mellan diabasen och gneistäcket en egenomlig bergart, vilken av en makroskopisk undersökning att döma är en av diabasmagma genomdränkt gneis. Närmast diabasen är bergarten mörk med skiftning i grönt och rött. Mot gneisen blir den allt ljusare och rödare. Kvartskorn förekomma överallt i stor mängd och i de ljusa delarna även röd fältspat (mikroklin). Den gröna färgningen härrör, såsom den mikroskopiska undersökningen visar, av mellan kvarts- och fältspatkornen insprängd tät kloritisk substans¹.

Blandbergarten är skild från gneisen genom ett täcke av kvarts. Denna är vit splittrig och omsluter smärre gneisblock.

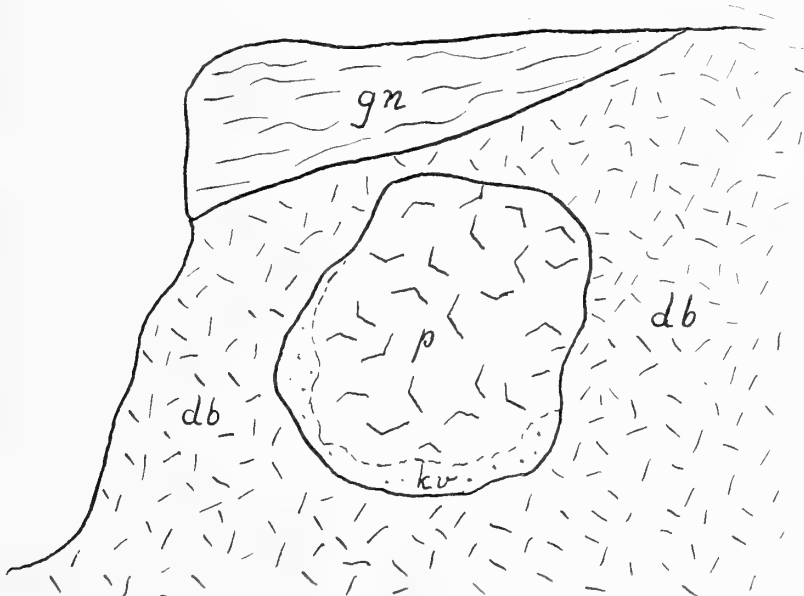


Fig. 7. Kvarts-fältspat-aggregat i diabas vid lokal 10. *gn* gneis, *db* diabas, *p* pegmatitiskt kvarts-fältspat-aggregat, *kv* kvarts.

Kvarts-fältspat-aggregat i diabaserna.

Utom finkorniga aplitiska ådror finner man i diabasgångarna i Röstånga å ett par ställen även stora klumpar av grovkornigt kvart-fältspat-aggregat. Att dessa skulle härröra ur själva den magma, i vilken de påträffas, är ej tänkbart; det finnes inga övergångar mellan dem och diabasen och deras beskaffenhet mötsäger varje tolkning av dem såsom magmans sista stelningsprodukt. Vi få i stället betrakta dessa aggregat som gneisblock, vilka inne slutits i diabasmagman och omkristalliserats. Uppträdandet är emellertid så pass säreget att dessa bildningar förtjäna ett särskilt omnämmande, så mycket mer som vi i dem ha ett belysande exempel på hur långt kontaktmetamorfosen kan gå även vid en basisk magma.

¹ En likartad bergart förekommer även vid kvarndammen, lok. 10. Här finner man dock kvarts- och mikroklinkornen inbäddade i rikligt med kloritiserat diabasglas.

Vid kvarndammens västra sida, lokal 10, går diabasen upp genom gneistäcket. Strax SO härom ligger i diabasen omedelbart under gneisen en kvarts-fältspatklump med ungefär 2 meters diameter. Dess ljusa färg bryter starkt av mot diabasens mörka, och dess grovkorniga utbildning skiljer den redan vid första ögonkastet från den ovanliggande gneisen. Beskaffenheten är ej den samma i hela blocket. I den centrala och större delen utgöres den av ett grovt, skriftgranitartat kvarts-fältspat-aggregat, i vilket kvartsen dock varken är så regelbundet utbildad eller så väl orienterad som i vanlig skriftgranit. Liksom denna är emellertid även det här nämnda aggregatet tvevelsutan en eutektisk blandning av kvarts och fältspat.

Under mikroskopet visar sig fältspaten utgöras av mikroklin och mikroklin-mikropertit.

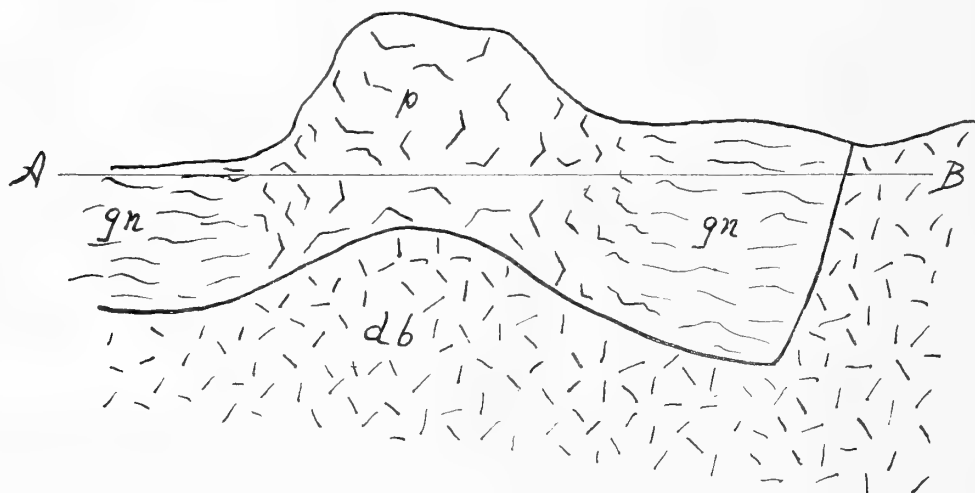


Fig. 8. Kvarts-fältspat-aggregat vid lokal 48. Under linjen A—B liggande partier ej tillgängliga. Beteckningar som vid fig. 7.

Kvarts-fältspat-aggregatet bildar kärnan i den sura inneslutningen. Skalet utgöres huvudsakligen av mjölkkvarts. Särskilt vid klumpens undre sida är denna tydligt utbildad. Vissa mindre partier av aggregatet äro rikare på fältspat men aldrig helt kvartsfria.

Nära 400 m W om lokal 10 träffa vi ännu en förekomst av grovkornigt kvarts-fältspat-aggregat. SW om lokal 48 delar sig den smala, starkt tryckmetamorfoserade Odensjögången. Den södra grenen kilar snart ut i markytan men fortsätter sannolikt under densamma. De båda grenarna torde också utan tvivel sammanlöpa nedåt. Det kilformiga gneispartiet mellan dem kommer därigenom att vila på diabasen eller bilda ett tak över den på samma sätt som gneisen vid lokalerna 10 och 25. I denna gneiskil finner man kvarts-fältspat-aggregat. Här liksom vid lokal 10 bildar det en klump med ett par meters diameter, men förekomstsättet är i så måtto olika som aggregatet här ligger inneslutet i gneisen och övergår i den.

De storkorniga centrala delarna av aggregatet hava granofyrisk struktur. Denna framträder dock ej särskilt väl på grund av storkornigheten. Fältspaten bildar

kristaller med en längd av 10 cm och en bredd av 6 cm. Kvartsens »skelett-kristaller» äro ofta mycket tydligt utbildade. De hava en diameter av ända till 3 cm. Kvarts och fältspat äro de enda mineral, som observerats i den storkorniga delen av aggregatet.

I de perifera delarna av blocket är aggregatet grov-medelkornigt, och det har även där en riktningslös struktur, men den granofyriska utbildningen är fullständigt försvunnen. Mellan kvarts- och fältspatkornen kan man iakttaga små mängder av biotit. Fältspaten utgöres av röd mikroklin och mikroklin-mikropertit jämte något rundade korn av en stark omvandlad, mörkpigmenterad plagioklas.

Det riktningslöst korniga, något biotitförande kvarts-fältspat-aggregatet övergår utåt i den omgivande gneisen. Övergången sker tämligen omärkligt därigenom att bergarten blir mera finkornig och så småningom får en allt mera framträdande parallellstruktur.

Breccior.

Inom Röstångaområdets norra del hava breccior iakttagits på ett flertal ställen. Nästan överallt följa de diabasernas kontakter, men det oaktat äro de alla rivnings-breccior. Hittills har ej någon kontaktbreccia påträffats inom området.

Hos brecciorna kan man stundom finna skarpkantiga och överhuvud väl bevarade gneisblock, oftast äro de emellertid söndersmulade. Ej sällan har krossningen gått så långt att alla spår av den ursprungliga bergartens beskaffenhet utplånats.

En regeneration av brecciorna är ej ovanlig. Där denna uppträder hos de sili-ficerade myloniterna kan den lätt nog förbises; breccian verkar primär men blocken i densamma hava en helt annan beskaffenhet än den omgivande bergarten.

Bindemedlet i brecciorna är vanligen kvarts, mera sällan kalkspat eller ett järn-manganhydrat.

Den stora kvartsbreccian.

Strax N och NO om turisthotellet kan man i båda dalsidorna se branta, skrovliga klippartier. Bergarten är ej förklyftad som den diabas eller gneis, vilken synes på andra ställen i dalväggen, och den är därför också mindre nedbruten än dessa. Vid närmare påseende visar den sig vara en breccia med kvartsitiska eller hälleffint-artade block och kvarts som bindemedel. Breccian är också blottad längre åt SO inom Röstånga samhälle, dels i och vid landsvägen, dels vid kvarndammens norra ända och vidare österut. I denna sträckning har den också tidigare observerats och kartlagts¹.

I beskrivningen till bladet Trolleholm säger NATHORST om breccian att »den torde böra uppfattas såsom en på grund av en förkastning uppkommen rivnings-breccia» samt att den, »då den ligger i omedelbar fortsättning av den ifrågavarande förkastningslinjen (mellan Ringsjön och Röstånga) torde kunna anföras som ett be-

¹ Se geologiska kartbladet Trolleholm samt MOBERG 1909.

vis just för tillvaron av denna». Å andra sidan framhåller TÖRNEBOHM i beskrivningen till berggrundskartan blad 1 & 2, att breccians läge ej sammanfaller »med den i Röstångadalen framstrykande stora förkastningen», och att det »ej kan anses avgjort, att den är förkastningsbreccia i strängare mening. Liknande breccior», fortsätter TÖRNEBOHM, »kunna nämligen tänkas hava uppkommit även på annat sätt, t. ex. av talusbildningar.»

Om bergartens beskaffenhet få vi inga närmre upplysningar i litteraturen. NATHORST¹ säger, att den kan övergå i gneisen men att den »i mera typiskt tillstånd utgöres av kantiga, liksom sönderbrutna, kvartsartade partier, genomdragna av kvartsådror» och HENNIG² säger att den »består av skarpkantiga fragment av Hardebergasandsten, sammankittade av fint sandstensmjöl».

Det bör kanske omnämnas, att NATHORST såsom en intressant omständighet framhåller att breccian åtföljes av en diabasgång och att vi således här hava ett nytt exempel på att eruptiverna ofta taga sin väg längs en äldre dislokationslinie. Härmed hava vi anfört allt vad den förefintliga litteraturen har att säga om breccian och vi kunna övergå till att se, hur den ter sig vid ett något noggrannare studium.

Breccian kan inom Röstångaområdet följas en sträcka av mer än två kilometer. Vid järnvägsskärningen c:a 300 m SO om Röstånga station är den genomskuren och väl blottad. Den har där en sträckning i O—W och bildar ett brant stup vid norra sidan, under det att den södra sidan är morfologiskt mindre framträdande. Åt O kan breccian följas 100 m från järnvägen. Gå vi längre i denna riktning finna vi endast lösa jordlager. Åt W kan den följas till kvarndammen och därifrån vidare åt NW. I denna sin SO-del ligger breccian som förut omnämnts innesluten mellan tvänne diabasgångar. Diabasen är i salbandet fullständigt förvittrad så att den direkta kontakten ej kan iakttagas. Breccian visar ej någon kontaktmetamorfos.

Vid kvarndammen har man en naturlig skärning genom breccian. Den är där blottad i en brant vägg och visar en bredd av ungefär 40 m. Åt NW kan man följa breccian i en rad små kullar bort till de förutnämnda branterna i dalen N om turisthotellet. Där finna vi diabas endast på breccians södra sida, på den norra anstår gneis. Från dalen kan breccian följas nästan utan avbrott ytterligare 350 m åt NW. Fortsättningen döljes av morängrus. Ytterligare 400 m längre åt NNW kommer den emellertid åter till synes och framträder därefter i en rad kullar. Riktningen är här i breccians norra del nord-sydlig. Diabas uppträder där ånyo på dess nordöstra sida, men den stora diabasgången, som under en sträcka av 1,5 km följt den sydvästra kontakten, böjer nu av mot NW och skiljes från breccian genom en gneiskil.

Följa vi breccian utanför kartans område, skola vi finna, att den på en kort sträcka har en nordlig riktning och därefter ånyo får en mera nordvästlig. Den är

¹ NATHORST 1885, sid. 77.

² HENNIG 1914, sid. 11. Den fotografi (fig. 16), på vilken HENNIGS beskrivning syftar, visar ett parti av breccian nära järnvägen.

emellertid föga blottad. Breccian visar i denna norra del en något säregen beskaffenhet (jfr sid. 30).

Som inledningsvis framhölls är breccian ingalunda överallt av samma petrografiska beskaffenhet. Den kan bestå av tydliga gneisblock, vilka i regel äro hopkittade med kvarts-cement. Denna typ finna vi emellertid endast sällan. Oftare äro gneisblocken starkt sönderkrossade, mylonitiserade, och det något kaoliniserade,

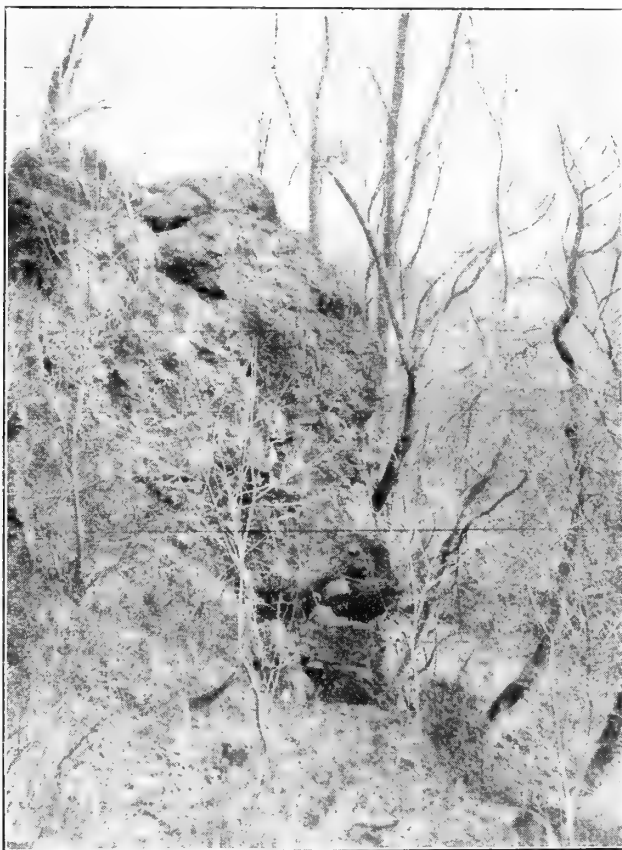


Fig. 9. Kvartsbreccian vid lokal 12.

svagt röda fältspatmjölet ligger då uppblandat med ett rikligt kvartskitt. Den tredje och kanske vanligaste typen av breccian är den som visar block av en tät, splittrig bergart med hälleflintartat eller kvartsitiskt utseende. Cementet är av samma färg och utseende som blocken. Denna typ av breccian benämnes i det följande mylonitbreccia. Den är mycket tydlig vid lokal 17.

Dessa tre typer hava trots alla olikheter ett gemensamt: de äro alla tre rena gneisbreccior. Det olika utseendet har endast sin grund däri att breccians block här och var blivit krossade eller pulveriserade. Äro blocken något så när stora, ter sig cementet som kvartsådror, hava blocken däremot blivit pulveriserade, har cementet

fördelat sig jämnt i bergarten, silificerande densamma på samma sätt som t. ex. vissa tuffer.

Under mikroskopet visar det sig, att gneisblocken äro fullständigt omvandlade och liksom fyllnadsmassan mellan blocken silificerade. SiO_2 -cementet är än ytterst finkornigt än mera grovkornigt. De nybildade kvartskornen gripa in i varandra, som i en kvartsit. Ofta innesluta de rikligt med mikrolitiska fjäll eller nålar. Dessa visa en märkbar dubbelbrytning och nästan rak utsläckning. Ljusbrytningen är betydligt starkare än hos kvarts. Efter allt att döma utgöras inneslutningarna av muskovit, bildad genom fältspatens omvandling.



Fig. 10. Detalj av mylonitbreccian vid lokal 17.

De mylonitiserade delarna av breccian och de hälleflintartade blocken i mylonitbreccian visa sig under mikroskopet bestå av en finkornigt-tät kvartsit inneslutande mörkare partier (sliror och små skarpkantiga block) samt flikiga eller stängliga, mera sällan idiomorft utbildade kvartskorn. Härtill kommer muskovit i mindre mängd. Kvartskornen och den finkorniga kvartsitmassan äro sekundärt bildade, icke klastiska, de mörka partierna äro delar av den krossade gneisen.

Kvartsådror genomsätta såväl mylonitblocken som det kvartsitiska cementet, i vilket de äro inbäddade. Ännu yngre sprickor äro utfyllda av ett svart järn-manganhydrat (manganhaltig limonit).

En egendomlig utbildning visar breccian 120 m WNW om Uggeröd, utanför den bifogade kartans norra gräns. Makroskopiskt ter sig breccian i norra delen som en grå sandsten, i mellersta som en sandstensbreccia med rött cement samt i södra delen som en normal gneisbreccia.

Under mikroskopet visar sig den sandstensliknande bergarten bestå av oregelbundet formade kvartskorn och kvartsaggregat inbäddade i ett rikligt förekommande cement av muskovit och finfördelad kvarts. Muskoviten skiftar svagt i grönt. Den uppträder aldrig i större fjäll utan endast i finkristallina aggregat. Ljusbrytningen, dubbelbrytningen och den optiska orienteringen äro de för muskoviten karakteristiska. Kvartskornens flikiga form och avrundade hörn och kanter visar, att bergarten ej är av kataklastisk natur i vanlig bemärkelse. Man får av den mikroskopiska bilden det intrycket att kornen äro korroderade. Utan tvivel stamma de från den sura mikrolingneisen och genom fältspatens omvandling i muskovit och kvartsens partiella upplösning hava de kommit att ligga tämligen glest spridda i det ovannämnda cementet. Bergarten är således snarast en sandsten eller ett vittringsgrus bildat i förkastningssprickan.

Åt söder övergår sandstenen i en bergart som makroskopiskt skiljer sig från densamma endast genom sin tydliga brecciestruktur, grå block i ett rött cement. Under mikroskopet visar det sig emellertid, att breccian har ett annat mineralbestånd än sandstenen. Blocken bestå av enbart kvarts i grövre eller mera finkorniga aggregat och därjämte ett och annat mikrolinkorn. Glimmer saknas fullständigt. Cementet utgöres av finfördelad kvarts impregnerad med hematitstoff.

Inom breccian finner man även linsformiga partier, som under mikroskopet visa sig bestå av finkornigt kvartsaggregat med enstaka muskovitfjäll och mörkgrå block med korroderade kvartskorn i ett nästan ogenomskinligt cement. Breccian har således delvis samma karaktär som den förut omnämnda mylonit-breccian vid lokal 17. Den genomsättes av minst två yngre spricksystem.

I breccians södra del, d. v. s. närmast gneisen, består bergarten av gneisblock inbäddade i ett kvartscement. Gneisen i blocken är emellertid starkt vittrad. Fältspaten är till stor del omvandlad i muskovit och i vissa delar av blocken ligga därför kvartskornen i ett finkornigt muscovit-kvartsaggregat. Blocken visa således i viss mån samma beskaffenhet som den ovan beskrivna sandstenen.

Hur har denna sandsten och breccia bildats? Utan tvivel genom mikroklingneisens vittring, vittringsgrusets silificering och en upprepad brecciebildning. Att vittringsgruset befinner sig »in situ» och ej är i en spricka nedspolat material, framgår av följande: kvartskornen äro starkt flikiga och kunna ej hava varit utsatta för någon transport; de ligga inbäddade i finaste vittringsmjöl och någon antydning till sortering av materialet finnes ej; i gneisbreccian kan man se en övergång mellan den sandstensartade bergarten och gneisen. Om vittringen skett längs en spricka, hava vi således här spår av spricksystem åtskilligt äldre än breccian. Hur vittringen kunnat bliva så stark just på detta ställe, kan jag för närvarande ej uttala mig om. Liknande djupa, i sidled tydligt begränsade förvittringszoner har jag emellertid observerat även på andra ställen i det skånska urberget, särskilt i de stora stenbrotten vid Dalby och Björnstorp. Jag hoppas vid annat tillfälle få återkomma till dessa bildningar.

Utom de i det föregående beskrivna breccieformerna finner man inom den

stora breccian ännu ett par andra som förtjäna omnämmande, nämligen dels en diabasbreccia, dels limonitbreccior¹.

Diabasblock uppträda i breccian givetvis endast på ställen där diabas ligger i kontakt med breccian och inte ens där annat än undantagsvis. Diabasblocken äro alltid finkorniga eller täta. De hava således, såsom ju också var att vänta, tillhört salbandet. De äro alltid fullständigt genomvittrade och till färgen vanligen ljusst grå eller smutsgula, stundom med starkt röda fläckar. Ett fullkomligt likartat utseende finner man ofta hos bergarten i diabasgångarnas salband.

En egendomlig bergart är blottad i en liten skärning 100 m SSO om den norra Nackarpsgården. Skärningen ligger inom breccians gränser, men bergarten erinrar ej om någon av de kända brecciebergarterna. Den är grågrön, tät eller grymig, lös eller rent av jordig, med hårdare klumpar tydligen bildade genom silificering av den lösare bergarten. En närmare granskning av bergarten ger vid handen, att den utgöres av söndermalda stycken från diabasens salband. Genom bergartens vittring, dess silificering eller impregnering med järn- och manganföreningar, dess mot breccians nordöstra sida tilltagande halt av gneisigt material, uppkomma en mängd former, vilkas karaktär och bildningssätt skulle vara hart när omöjliga att fastställa annat än genom direkta iakttagelser i fältet.

I omedelbart sammanhang med ovan beskrivna diabas-mylonit-breccia, vilkens utbredning är begränsad till några få meter, uppträda normala gneis- och diabasbreccior, de förra huvudsakligen vid nordöstra sidan av brecciestråket (vid gneisen), de senare på sydväst-sidan (vid diabasen). Man kan också finna gneis- och diabasblock blandade till en mera sammansatt breccia. Blocken äro sammankittade med kvarts, vanligen med stänglig utbildning. Icke sällan ser man fria romboederytor å kvartsen i de ofullständigt utfyllda mellanrummen. Dessa äro stundom senare utfyllda av ett mörkt limonitaggregat, vilket också utfyller yngre, blocken och kvartscementet genomsättande, sprickor. Vi hava således även här en regeneration av breccian. Denna är så mycket mer iögonenfallande som cementet i de båda brecciegenerationerna är så helt olika: i den äldre breccian vitt kvartskitt, i den senare bildade breccian mörkt limonitkitt.

Utom på ovannämnda ställe har limonitcement observerats på några andra platser i den stora breccian, nämligen vid lokalerna 18, 21 och 28. Den yngre brecciebildningen har sträckt sig utanför den äldres gränser och limonitbreccian är därför ej överallt en regenererad kvartsbreccia. Självständigt uppträdande limonitbreccior hava också iakttagits, som vi i det följande skola se (sid. 34).

Under mikroskopet är det mörka cementet även i de tunnaste slipproven ogenomskinligt. Där det inträngt i fina springor i kvartskornen, är det emellertid genomlysande och till färgen gult. Med soda ger det svarta cementet en tämligen otydlig

¹ Det är givetvis ej lämpligt, att i ena fallet benämna en breccia efter blockens beskaffenhet, i andra efter cementets, men jag tror, att en missuppfattning av benämningarnas betydelse det oaktat är utesluten, här likaväl som då det gäller beteckningarna gneisbreccia och kvartsbreccia.

mangansmälta, men en röntgenspektroskopisk analys visade en tydlig manganhalt, fast ringa i jämförelse med järnhalten. Manganhalten växlar emellertid på olika ställen inom breccian.

Beträffande det inbördes åldersförhållandet mellan kvartsbreccian och diabaserna vid densamma skulle man möjligen med tanke på diabasblocken vilja draga den slutsatsen, att breccian vore den yngre av de båda bergarterna. Det är naturligtvis också riktigt, om vi tänka på enbart den del av breccian, i vilken dessa block ingå. Men diabasblocken förekomma, som vi förut framhållit, endast på några få ställen, och de hava där en relativt obetydlig utbredning. Huvudmassan av breccian är säkerligen äldre än diabaserna; härför tala följande förhållanden:

1. Breccian består väsentligen av gneisfragment; om den bildats mellan gneis och diabas borde den senare bergarten i långt högre grad än vad nu är fallet lämnat material till brecciebildningen.

2. Diabaserna visa ett tydligt salband vid kontakten mot breccian. Förhållandet skulle givetvis varit detsamma om breccian bildats vid själva kontakten mellan gneisen och diabasen. Detta bildningssätt är emellertid, som vi ovan framhållit, knappast tänkbart. Där det finnes en diabasgång på vardera sidan av breccian, visa båda salband mot densamma. Den kan således, då den består av enbart gneisfragment, omöjligt vara yngre än båda diabasgångarna. Den ena av dem måste ovillkorligen vara yngre än breccian, och, då de efter allt att döma äro av ungefär samma ålder, torde breccian således vara äldre än båda.

Med negativt resultat har jag sökt efter andra, mera bindande bevis för breccians relativa ålder. Den visar ej spår av kontaktmetamorfos och i densamma hava ej heller några apofyser från diabasgångarna kunnat upptäckas, lika litet som dessa senare föra några block av breccian. Om vi tillägga, att gångarna aldrig skära breccian, hava vi på samma gång framhållit, att alla de förhållande, som skulle visat, att breccian vore äldre än diabasgångarna, saknas. Å andra sidan saknas också direkta bevis för att breccian är den yngre av bergarterna: den övertvårar aldrig diabasgångarna och kommer ej heller i beröring med dem annat än i salbandet (vid gångens primära kontakt), och i regel saknar den diabasblock även där den ligger innesluten mellan diabasgångarna.

Breccians regeneration.

Som av det föregående framgår, kan breccian ej hava bildats genom en enda förskjutning i berggrunden. Den starka sönderkrossningen av gneisblocken och breccians stora bredd tyda på att glidningarna upprepats under fortsatt lösryckande av nya block och sönderpressning av de redan bildade. Uppträdandet av diabasgångar utefter samma linjer och lösslitandet av diabasblocken visa oss andra tektoniska rörelser vid eller i breccian. Bättre än i dessa skilda fenomen kunna vi emellertid hos bergarten själv avläsa de efter varandra inträffade rubbningarna. Breccian visar nämligen tydliga märken efter regeneration, d. v. s. efter förnyad eller upprepad

brecciebildning. De mineralaggregat, som sammankitta blocken, bilda ett nätverk av ådror, och man kan direkt iakttaga, att dessa ej alltid sammanflyta utan ofta genomskära varandra. De genomsatta av dessa ådror måste vara bildade innan de sprickor uppstodo, vilkas mineralutfyllnader bilda de genomsättande ådrorna. En viss tid måste således hava förflutit mellan de olika förkastningarna eller glidningarna.

Vid beskrivningen av breccians petrografiska beskaffenhet hava limonitbreccior omnämnts såsom regenererade kvartsbreccior. Utom denna den mest iögonenfallande regenerationen kan man även finna spår efter en eller flera andra, mindre tydliga därför att sprickorna vid de olika bristningarna ständigt utfyllts med samma mineral.

För att de tektoniska rörelser som tid efter annan skett i sprickzonen skola komma till synes i en regenererad breccia fordras emellertid, att bergarten äger en viss fasthet. Där blocken blivit helt eller delvis pulveriserade, måste således den lösa massan först hårdna, t. ex. genom silificering, innan en regeneration kan äga rum. På detta sättet regenererad är breccian såsom förut nämnts vid bl. a. lokal 17.

Smärre breccior.

Utom den stora kvartsbreccian förekomma inom Röstångafältet ett flertal mindre betydande. En av dessa, nämligen rivningsbreccian i den kambriska sandstenen, hava vi redan omnämnt (sid. 14). Liksom denna uppträda också de övriga mest vid diabaskontakter. En vacker breccia med kvarts-cement och gneisblock har påträffats vid lokal 32. Silificeringen är märkbar även i blocken. Limonit uppträder i mindre mängd som utfyllnad, utan att visa någon regeneration av breccian.

Vid lokalerna 44 och 46 hava vid diabaskontakten observerats obetydliga breccior i gneisen.

Ungefär 250 m N om lokal 34 synes (V om stigen) ännu en breccia i gneisen. Den är i ett par hänseenden olik traktens övriga breccior, nämligen dels däri att den ej ligger i närheten av någon diabasgång, och dels däri att den är ren pyrolusitbreccia. Kittet förekommer nästan eubart i smala ådror, vilka utkila vid breccians sidor. Breccian övergår på så sätt i gneisen. Mellan de större blocken kan man dock här och var se smärre brottstycken helt inbäddade i cementet.

Röstångafältets tektonik.

Röstångafältet har varit starkt utsatt för tektoniska störningar. Brytningen mellan åsen och sänkan NO om densamma är väl det oomtvistligaste av de tektoniska inslagen i traktens morfologi¹. Berggrundens beskaffenhet är också i vissa fall



Fig. 11. Skärning i gneisen vid vägen SO om lokal 45.

(brecciorna) ett direkt bevis för förekomsten av brottzoner, och i andra fall tyder den på dylika (diabaserna). Inom det södra området har man i de sedimentära bergarterna vid skilda tillfällen träffat på brottlinjer.

De tektoniska rubbningarna äro emellertid ej lika skiftande till sin natur som de äro talrika. Om man bortser från några horisontalförskjutningar, kan man säga, att de alla utgöras av förkastningar. Inom det kristallina området kan man väl

¹ Om uppkomsten av de stora dalarna har man som bekant varit av olika mening.

iakttaga förkastningsplanens riktning, men man saknar nödiga hållpunkter för en bestämning av språnghöjden. Inom sedimentområdet skulle man väntat sig ett motsatt förhållande, emellertid äro lagren där så jordtäckta, att man knappast kan komma åt dem utan grävningar och man får därför i allmänhet nöja sig med att endast konstatera förekomsten av förkastningarna.

Överallt där berggrunden i det kristallina området är blottad finner man den starkt förklyftad (se fig. 11). Klyftytorna äro i allmänhet tämligen plana och ut-hålliga. De bilda mer eller mindre sneda vinklar med varandra. Planens stupning varierar. De block, i vilka bergarten faller sönder, hava en växlande och alltid oregelbunden form, och klyftytorna kunna således ej jämföras med vanliga av-söndringsytor. Även om de nästan aldrig visa spår av någon glidning, göra de dock redan vid första påseendet intryck av att vara tektoniska. Den parallellitet, som man i varje skärning finner mer eller mindre starkt framträdande hos ytorna, gör antagandet av ett tektoniskt bildningssätt ännu mera sannolikt. En förskiffring av bergarten kan man iakttaga endast å några få ställen, men den ger, liksom de talrika rivningsbrecciorna och de mera sparsamt uppträdande glid- och krosszonerna, ett direkt bevis för riktigheten av antagandet. Förskiffringsplanen, såväl som glid- och krosszonerna sammanfalla nämligen med förklyftningsytorna.

För att utröna vilka av förklyftningsytorna som äro av betydelse för områdets tektonik har en sammanställning gjorts av antecknade observationer från ett flertal spridda ställen. Antalet antecknade observationer angives i tabellerna.

De mera framträdande sprickriktningarna äro inom gneisen:

| | | | |
|---------------|--------------|---------------|--------|
| N 76°—88° W | med stupning | 62° N—63° S | 13 st. |
| N 60°—68° W | » | » 67°—90° N | 8 » |
| N 52°—54° W | » | » 78°—80° N | 2 » |
| N 26°—38° W | » | » 62°—87° N | 6 » |
| N 12°—14° W | » | » 45°—55° O | 4 » |
| N 8° W—N 6° O | » | » 76° O—78° W | 6 » |
| N 4° W—N 2° O | » | » 22°—30° O | 3 » |
| N 11°—16° O | » | » 60°—90° O | 3 » |
| N 20°—34° O | » | » 42°—62° S | 4 » |
| N 23°—39° O | » | » 85° N—83° S | 7 » |
| N 27°—32° O | » | » 27°—36° N | 2 » |
| N 30°—34° O | » | » 57°—65° N | 2 » |
| N 45°—66° O | » | » 70°—77° S | 3 » |
| N 61°—69° O | » | » 76°—90° N | 4 » |
| N 72°—85° O | » | » 70°—85° N | 4 » |
| N 75°—77° O | » | » 37°—40° S | 2 » |
| N 78° O | » | » 78° N | 1 » |

| Inom amfiboliten | Inom diabasen | Inom sandstenen |
|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| 4 st. N 76°—86° W 55°—56° S | | 1 st. N 78° W 80° S |
| 2 » N 76°—81° W 72°—90° S | 2 st. N 72°—80° W 70° N—70° S | 4 » N 70°—75° W 45°—80° N |
| 3 » N 58°—68° W 82° N | 2 » N 52°—56° W 72°—78° N | |
| 2 » N 44°—49° W 67°—80° N | 2 » N 45°—50° W 78°—90° S | 3 » N 44°—57° W 59°—90° N |
| 5 » N 20°—30° W 74° N—90° | | 1 » N 27° W 86° N |
| 3 » N 15° W—N 42°—45° O | | |
| 3 » N 9° W—N 3° O 85° O—90° | 1 » N 2° W 88° W | 1 » N 4° W 85° O |
| 2 » N 6°—19° O 63°—76° O | | 1 » N 11° O 76° O |
| 1 st. N 51° O 40° S | 1 st. N 33° O 76° S | |
| 4 » N 47°—59° O 28°—75° N | 1 » N 63° O 52° N | 1 st. N 62° O 77° N |
| 3 » N 70°—84° O 55°—78° N | 1 » N 78° O 50° N | 1 » N 78° O 45° N |
| 2 » N 71°—77° O 72°—80° N | | |

De observerade sprickriktningarna kunna sammanföras i fyra grupper:

- I. Sprickriktningar N 26°—88° W
 II. » N 14° W—N 16° O
 III. » N 20°—39° O
 IV. » N 45°—85° O

Följande tabell visar de olika gruppernas frekvens och fördelning på de skilda bergarterna, jämte antalet observationspunkter, n.

| | I | II | III | IV | n |
|----------------------|----|----|-----|----|----|
| Gneisen | 29 | 13 | 15 | 14 | 17 |
| Sandstenen | 9 | 2 | — | 2 | 8 |
| Amfiboliten | 16 | 8 | — | 10 | 6 |
| Diabasen | 6 | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Kvartsbreccian | 2 | — | 1 | — | 1 |

Av säkert tektoniskt ursprung äro de förskiffrings- och krosszoner man här och var kan iakttaga. Vanligen äro de parallella med den förhärskande förklyftningsriktningen, men kunna också följa andra riktningar.

Förskiffringen är särskilt märkbar hos amfiboliten vid lokal 48. Här gjordes på en sträcka av ungefär 70 m fem bestämningar av förskiffringsplanens riktning. Från väster mot öster voro dessa

N 88°—85° W, N 62°—54° W, N 84° W, N 78° O, N 57°—76° O.

Vi hava således här upprepade omböjningar i förskiffringsplanen liksom i gångens egen riktning (jfr kartan), utan tvivel uppkomna därigenom att horisontalförskjutningar ägt rum i berggrunden. Mineralens sträckriktning är parallell med förskiffringsplanen och de senare äro således liksom de förra bildade vinkelrät mot en tryckriktning.

Inom gneisen är förskiffringen mindre tydlig och av annan karaktär. Den har uppkommit genom en parallellförklyftning i tunna plattor efter den ost-västliga

eller nord-västliga dislokationslinjen. Den sammanfaller ej med mineralens sträckriktning.

Även inom diabasen kan man stundom få se en om förskiffring erinerande parallellförklyftning efter samma huvuddislokationslinje. Så är t. ex. fallet i järnvägsskärningen lokal 2.

Ännu mera framträdande än förskiffringen äro de *krosszoner* och *rivningsbreccior* som iakttagits inom området. De senare hava redan avhandlats och här skall endast framhållas, att deras riktning sammanfaller med det nordvästliga spricksystemets. Genetiskt ej att skilja från brecciorna äro krosszonerna med löst och stundom nästan mjölfint material. De följa i regel dislokationslinjerna, men fall hava också observerats, då de ligga vinkelrät mot dessa. Så är t. ex. fallet vid lokal 44, där krossningen varit särskilt intensiv. Krosszonen har där en riktning i N 27°—33° O.

Glidytor hava endast påträffats på ett ställe, nämligen i sandstenen vid lokal 6. Striorna äro nästan horisontella och hava en ost-västlig riktning. De visa således, att här försiggått en horisontalförskjutning i denna led. Glidytorna äro emellertid starkt buktade och utan större utsträckning (de upplösas i bredare mera otydliga glidzoner), och de tyda således ej på någon förskjutning i större skala.

Av ett ej ringa intresse äro de små förskjutningar, som man inte sällan påträffar såväl i sandstenen som i gneisen. De äro alltid kombinerade med en sättning och framträda bäst där de övertvåra mer eller mindre flackt liggande förklyftningsplan. En närmre granskning av förhållandena visar, att de ej äro att betrakta såsom verkliga horisontalförskjutningar utan endast äro skenbara. De hava uppkommit genom diagonalförkastningar i förhållande till ett visst system förklyftningsytor. I allmänhet förbises nog dessa förkastningar och i vissa fall, t. ex. då bergarten är särskilt rik på förklyftningsytor, kunna de vara omöjliga att säkert påvisa. Under gynnsamma omständigheter, t. ex. då kvartsådror uppträda i några av de sprickor, som skäras av dislokationslinjen, bliva emellertid förkastningarna synnerligen iögonenfallande. Så är fallet vid lokal 49. Kvartsådrorna, som genomsätta såväl sandstenen som amfibolen, stryka i N 55°—68° O med stupning ungefär 75° i NW. Förkastningen har skett efter en linje i N 75° W och så att det södra partiet sänkts i förhållande till det norra.

Det är tydligt, att dislokationer, som uppstått längs ett eller flera av varandra skärande spricksystem, hava stor betydelse för bestämningen av de olika systemens relativa ålder. I ovan relaterade fall är givetvis sprickorna i WNW, längs vilka förkastningar ägt rum, yngre än de nordostliga. Även på en del andra ställen visa sig de, det stora nordvästliga dislokationsstråket följande, sprickorna vara yngre än alla de övriga. Det gives emellertid undantag. S om lokal 49 är sandstensryggen uppdelad i ett flertal smärre partier, förskjutna i förhållande till varandra i nord-sydlig riktning (ungefär i N 20° W) och så att deras ostligare del skjutits åt N i förhållande till närmast västligare. Härigenom får man en allmän omsvängning av sandstensens nordgräns, fullkomligt motsvarande den förändrade riktningen

hos Odensjögången. Att förskjutningen skett i samband med tryckmetamorfoseringen av diabasen, kan knappast betvivlas. Amfibolitens struktur och förskiffring visar, att den bildats under tryck i nord-sydlig riktning, och de ovannämnda förskjutningarna förutsätta en pressning i samma riktning. Anmärkningsvärt är även det förhållandet, att diabasens övergående i amfibolit börjar just där man först spårar förskjutningarna.

Söder om Odensjön äro förhållandena delvis analoga med de ovannämnda vid lokal 49, och även här finnes en nord-sydlig dislokationslinje. Det södra och större diabaspartiet är fullständigt omvandlat i granatamfibolit och även hos den norra gången kan man spåra en omvandling. Båda gångarna kunna åt öster följas endast till en markerad sänka med nord-sydlig riktning. Denna fortsätter åt S ungefär 300 m. utan mera märkbar stupning, men utplånas därefter i det mot S stupande silurfältet. Åt N fortsattes den av Odensjödalen.

I samband med tektoniken bör även ett par ord nämnas om gneisens strykningensriktning. Den är tämligen konstant ost-västlig, vanligen N 85° W; i områdets östra del (vid kvarndammen) är den uppmätt till N 87° O. Endast å ett par ställen har en annan mera nordvästlig strykningensriktning kunnat spåras. Den är emellertid alltid mindre tydlig.

Förhållandet mellan tektoniken och berggrunden.

De tektoniska förhållandena komma till synes ej endast i de störningar i den fasta berggrunden, som här och var kunna iakttagas, utan man finner dem i viss mån framträda även i berggrundens petrografiska beskaffenhet. Rent tektoniska äro, såsom redan framhållits, rivningsbrecciorna, och de bilda en ej oviktig del av berggrunden. En ännu större del av denna upptages emellertid av diabas. Denna bergart är inom området, såväl som överallt eljest i Skåne, bunden vid spricklinjer i NW—SO, alltså vid samma linjer som göra sig så starkt gällande såväl morfologiskt som petrografiskt i skilda delar av provinsen. Inom Röstångafältet får man emellertid mer än eljest ett klart intryck av att diabasens framträngande skett längs tektoniska linjer och sannolikt i samband med tektoniska rubbningar. De mäktigaste gångarna sluta sig nämligen, såsom förut påpekats, omedelbart intill den stora rivningsbreccian, följande densamma under större delen av dess något slingrande lopp.

Morfologiens förhållande till tektonik och berggrund.

I det föregående har en redogörelse lämnats för Röstångaområdets morfologi, liksom också för dess berggrund och tektonik. Det återstår oss emellertid att se i vad mån den förra är betingad av de senare.

Söderåsens horstkaraktär har av flera skäl sedan länge ansetts oomtvistlig och de detaljstudier som nu utförts inom Röstånga lämna endast ytterligare bevis för

riktigheten av denna uppfattning. Horstens sida förlöper ej rätlinigt utan följer i stort sett riktningen hos de spricksystem, som tydligast framtråda i kvartsbreccian och diabasgångarna. Bergarterna visa, att här ägt rum ett flertal dislokationer, dels utefter olika med varandra ungefär parallella linjer (vid bildningen av de skilda brecciorna och diabasgångarna), dels också vid upprepade tillfällen efter en och samma linje (vid brecciornas regeneration). Åsens föga brant stigande sida kan således med skäl anses vara trappstegsformigt uppbyggd genom en hel serie förkastningar.

Parallellt med åssidan löper Nackarpsdalen och som kartan visar följer den under hela sin längd sydvästra sidan av den stora diabasgången. Dalen fortsätter, som vi förut nämnt, såväl i S som i N ut till åsens sida, och den övertväras således såväl i NW som i SW diabasgången och kvartsbreccian. Den måste således också vara yngre än dessa bergarter och kan därför ej heller tänkas vara äldre än åsen-horsten. Den kan således karaktäriseras som en i åsens sida inskuren, skarpt markerad bågformigt böjd dal med ungefär en kilometers avstånd mellan de båda dalmynningarna. Dess läge är sådant, att den ej kan tänkas bildad genom fluvial erosion. I själva verket ligger det ju också närmast till hands att tolka den som en sprickdal i huvudsak bildad efter traktens mest framträdande dislokationslinje. Genombrotten, såväl det norra som det södra, hava en riktning i NO eller ONO, och de följa således även de en av områdets viktigaste förklyftningsriktningar. Genombrotten hava påtagligen ej på grund av en tillfällighet ägt rum å just de ställen, där vi nu finna dem. Å båda ställena måste en svaghetszon hava förefunnits. I norr spåra vi en dylik dels i det knä som den stora diabasgången där bildar, dels ock i det förhållandet att tvänne något divergerande spricksystem där skära varandra. Det ena av dessa är det nordliga, som vi finna utbildat i kvartsbreccian, det andra, som är mera nordvästligt, markeras av diabasgången och de smärre brecciorna som åtfölja den.

Genombrottet vid Nackarpsdalens SO-ända har ägt rum just där diabasgången är som starkast hopsnörd. Möjligen kan genombrottet hava underlättats härav, men man bör enligt mitt förmenande ej lägga för stor vikt härvid, enär hopsnörningen sannolikt synes större än den i själva verket är eller varit. Gneispartiet SW om den sydöstra smala delen av Nackarpsdalen är genomdragen av starkt markerade, typiska sprickdalar i WNW. Dessa hava sannolikt bildats i samband med glidning av gneisbranterna ned mot Nackarpsdalen. Härigenom har denna dal till en del utfyllts och möjligen har gneisen därvid även inkräktat på diabasens område. Om således diabasens hopsnörning endast är skenbar och utan betydelse för uppkomsten av genombrottet, finna vi däremot i »genombrottsdalens» förlängning åt SW och med dess riktning en zon, i vilken bergarten (gneisen) är fullständigt krossad. Har denna krosszon sträckt sig vidare mot NO, och intet talar häremot, måste den hava gett anledning till den södra förbindelseleden mellan Nackarpsdalen och dalen NO om åsen.

Av fullkomligt samma typ som Nackarpsdalen men betydligt djupare och mera böjd är en dal vid Uggeröd, något längre åt NW. Även den är öppen i båda ändar, men såväl norra som

södra delen är riktad åt N. Den följer endast å en kortare sträcka det nordvästliga förkastningsstråket och övertvårar, liksom Nackarpsdalen, diabasgången och breccian på tvänne ställen.

Om Nackarpsdalens bildning, som man av det föregående kan förstå, ligger i tämligen öppen dager, kan detta knappast sägas vara fallet med bildningen av Odensjödalen. Den mystik som vilar över sjön kan i viss mån sägas beröra även dess uppkomst. Det skulle väl dock knappast falla en geolog in att vilja tolka den som en kratersjö även om den för en poetisk natur och särskilt under en vacker månskensnatt kan te sig som en sådan. Föga mera lyckat är det att söka placera en liten hänggletscher så att dalen bildas genom dess erosion. Svårt skall det också bli att förklara dess uppkomst genom fluvial erosion. Det vatten, som skulle hava utskurit dalen, måste hava kommit från S och åt det hållet kan man verkligen också, såsom förut påpekats, i Odensjödalens förlängning se en tydlig sänka i berggrunden¹. Denna är emellertid endast ett par hundra meter lång och slutar vid silurfältet i söder. Härifrån skulle således »floden» hava kommit. Någon förbindelse med silurhavet kan den emellertid ej hava haft, ty Odensjödalen är liksom Nackarpsdalen yngre än den stora diabasgången, vilken i sin tur är yngre än siluravlagringarna. De senares utbredning och petrografiska beskaffenhet visa, att vid tiden för deras avsättning landytan-havsbottnen i detta område sluttat från N mot S. Så är förhållandet även nu och det finnes ingen som helst anledning att antaga, att förhållandet varit omkastat under mellantiden, och vi få därför övergiva tanken på Odensjödalens bildning genom fluvial erosion. De enda bildningssätt, som det således återstår att pröva, äro bildningen genom glacialerosion och tektonisk bildning. Den förra är, som vi utan vidare kunna förstå vid en blick på höjdkartan, så gott som fullständigt utesluten. Jag återkommer emellertid i den följande redogörelsen för glaciationens inverkan på området till dessa förhållanden.

En tektonisk bildning av Odensjödalen må synas svårförklarlig, men med kännedom om den stora roll de tektoniska rubbningarna spela inom Röstångaområdet kan det knappast förvåna, att detta bildningssätt efter en närmre granskning av förhållandena visar sig vara det enda, som kan komma ifråga. Dalens riktning sammanfaller med en inom trakten ej ovanlig, men ingalunda särskilt starkt framträdande klyftriktning. Denna kan även spåras S om sjön dels i diabasen, dels också med stor sannolikhet, såsom tidigare påpekats, i sänkan S om sjön. Den sprick- eller krosszon som varit upphovet till dalen, behöver ej ha haft någon större mäktighet. De nuvarande dalväggarna äro påtagligen bildade genom ras längs förklyftningsytorna. Där förklyftningen varit särskilt stark, har nedbrytningen gått raskare framåt, och en dalliknande inskärning i dalsidan har bildats. Vi finna minst tre dylika i den västra branten alla med riktning O—W. Särskilt djupt inskuren är sidodalen 500 m N om Odensjön.

Odensjöns yta ligger ungefär 60 m ö. h. och dalbottnen N om sjön ligger endast obetydligt lägre. Sjöns botten når däremot ned till 40 m-nivån. Denna

¹ Jfr. HENNIG 1902, 514.

överfördjupning måste hava sin grund i sättningar i själva botten¹. Det är emellertid högst sannolikt, att dalen ej alltid varit så hopträngd i norra delen som den nu är. Det gneisparti, vilket kommit att stå som en kil mellan Nackarps- och Odensjödalarne, har naturligtvis lättare än övriga delar av dalarnas sidobranter fallit offer för de nedbrytande krafterna. Nedrasade delar av detsamma hava därvid inkräktat på dalens bredd och samtidigt bidragit till Odensjöns uppdämning. Det bör i detta sammanhang påpekas, att någon sjön uppdämmande moränvall icke existerar, och HENNIGS uppgifter måste således vara grundade på någon missuppfattning. Dalbotten såväl över som under sjöns yta utgöres väsentligen av samma kantiga gneisblock, som vi finna i dalsidornas talusbildningar, och de höra också samman med dem². HENNIG har däremot fullkomligt riktigt tolkat den lilla mossens betydelse för sjöns utseende; den fyller ut dess norra del och ger den därigenom en mera avrundad form.

Inom Röstängaområdet påträffar man utom de ovannämnda stora dalarna en mängd smärre. Ingen av dessa är bildad helt utan tektonisk medverkan, men flera av dem måste betraktas som rent tektoniska. Så är t. ex. fallet med en hel svärm med Nackarpsdalen parallella och densamma omgivande smådalar och likaså med den lilla skarpt markerade dalen mellan den kambriska sandstenen och amfiboliten vid lokal 49.

Röstängaområdet under nedisningen.

Upprensningen av de stora dalarna.

Även om dalarna bildats på grund av att bergarterna genom tektoniska rörelser pressats sönder längs vissa linjer, hava de dock ej genom dessa rörelser erhållit sitt nuvarande djup. Vi måste tänka oss, att blocken och vittringsgruset på något sätt bortförts från sprick- och krosszonerna. I det föregående hava vi redan diskuterat möjligheten av fluvial erosion och funnit att den är den minsta tänkbara. Det återstår således att undersöka, vilka andra faktorer som kunnat spela någon större roll vid dalarnas upprepning. De enda, som härvid kunna komma ifråga, äro glacial erosion och abrasion.

Av glacial erosion har jag ingenstädes kunnat finna spår inom området. De tvärbranta klippväggarna hava väl till största delen ändrat form och läge i postglacial tid genom upprepade ras, och det kan därför ej tillmätas någon betydelse, att de ej visa tecken på glacial avslipning. Det finnes emellertid ett par förhållanden, som enligt mitt förmenande tyda på att dalarna ej varit utsatta för glacial erosion. Först

¹ Även om vi bortse från de lösa jordlagren i Nackarpsdalen, måste dess botten ligga avsevärt högre än Odensjöns, enligt beräkning knappast under 50 m ö. h.

² Underlaget för mossen kan mycket väl även utgöras av något moränmaterial (jämte dy) men för uppdämningen av sjön kan den endast ha spelat någon roll såsom utfyllnad mellan talusblocken.

och främst hava dalarna en riktning som starkt avviker från isens rörelseriktning inom området; Nackarpsdalen ligger ungefär vinkelrät mot denna riktning. Denna dal visar dessutom en tvär omböjning och Odensjödalen slutar i tvärbranta klippväggar, vilka förhållanden också tala emot en isrörelse i dalarna. I själva verket torde dessa dalar, redan innan isranden nådde fram till dem, varit fyllda med is och snö och efter ytterligare tillskott från inlandsisen och en starkare sammanpressning av hela massan, har denna med den omgivande fasta berggrunden bildat ett sammanhängande block, över vilket isen gled fram. Endast om vi tänka oss dalarna på detta sättet skyddade kunna vi förklara det faktum att vi i dem finna endast mycket obetydliga moränbildningar¹.

Om vi således, som av det föregående torde framgå, ej kunna räkna så mycket med vare sig fluvial eller glacial erosion vid Odensjö- och Nackarpsdalarnas bildning², synes det mig däremot som om marin abrasion härvid hade kunnat spela en icke oväsentlig roll. Det är som bekant en ingalunda ovanlig företeelse vid branta kuster, i vilka skikt av olika beskaffenhet komma i dagen, att de mindre motståndskraftiga av bränningar och tidvatten brytas ned så att mer eller mindre djupa dalar bildas. På fullkomligt samma sätt måste givetvis dalar uppkomma, där strandklippor av i övrigt ensartad beskaffenhet blivit uppluckrade längs tektoniska spricklinjer. Att dylika förekomma inom Röstängaområdet i ovanligt stor utsträckning, hava vi förut visat, och det återstår endast att se, om och när en abrasion kunnat äga rum.

Under senglacial tid låg högsta marina gränsen vid Söderåsen enligt DE GEERS och MUNTHES uppfattning ungefär 50 m över den nuvarande havsytan och då Odensjödalens botten ligger 55—60 m ö. h. och Nackarpsdalens ungefär 65 m ö. h. hava de således under senglacial tid legat över havsytan. Förekomsten av om också endast tämligen obetydliga glaciala bildningar i dalarna utesluter ju för övrigt möjligheten av deras bildning under sen- eller postglacial tid och även om man med BOBECK förlägger den senglaciala marina gränsen till 70 m ö. h. kan man ej tillmäta detta förhållandet någon betydelse för dalbildningen³.

De transgressioner, under vilka en abrasion kan hava ägt rum, måste således vara preglaciala, de måste också vara yngre än diabaserna, vilka äro postsiluriska. I Skåne har man som bekant haft två transgressioner under denna så avgränsade tid, nämligen den sentriadiska och den senkretasiska. Under den senare har landsänkningen i nordöstra Skåne säkert överskridit 30 m men knappast nått

¹ Om dalarna varit öppna, skulle man ovillkorligen väntat sig en starkare utfyllnad med glaciala avlagringar i dem, särskilt i Odensjökitteln.

² Om dalarna däremot äro prekvartära, är det ej osannolikt, att de i någon mån och särskilt vid inlandsisens avsmältning rensolats genom smältvatten.

³ De glaciala avlagringarna i Nackarps- och Odensjödalarerna utgöras av morängrus och sand. I Nackarpsdalen nära dess NW-ända finnes ett markerat »trappsteg» i dalbotten. Man skulle kunna tänka sig, att detta bildats genom abrasion i den vidare mynningen, men en primär glacial bildning är lika tänkbar. Den liksom moränen talar emot en uppressning av dalarna genom glacial erosion (jfr MUNTHER 1920, 56).

90 m. I nordvästra Skåne har man ej anträffat kritbildningar i fast klyft och vi hava därför knappast någon möjlighet att där fastställa gränsen för krithavets transgression. I det lilla kritfältet vid Felestad-Torrlösa, 15 km SW om Röstånga, ligga kritavlagringarna på ungefär 20 m höjd ö. h. och även om vi antaga, att krithavets strandlinje ligger på den dubbla eller tredubbla höjden, och man har inga som helst skäl att i denna del av Skåne förlägga den ens så högt, kunna dock de stora dalarna i Röstångafältet ej hava upprensats genom marin abrasion under krittiden. De ligga nämligen, som ovan framhölls, delvis mer än 60 m ö. h.

Den transgression, som började under slutet av trias-perioden, nådde utan tvivel sitt maximum under den tidigare delen av jura-perioden eller närmre bestämt under tiden för Höörsandstenens bildning. Genom äldre undersökningar veta vi¹, att denna sandsten avsatts i ett mot NW öppet bäcken, sannolikt en havsvik. Ehuru givetvis huvudmassan av avlagringarna under den följande kontinentala perioden denuderats, kvarstå dock å flera ställen smärre rester av dem. Tack vare detta förhållande är det också möjligt, att något så när bestämma den marina gränsen. De nordliga observationspunkterna vid Färingtofta, Röstånga och N. Hultarp ligga alla på ungefär 70 m ö. h., de sydligare i Munkarps socken och vid Höör på en något högre nivå, vanligen mellan 70 och 80 m men stundom högre. Så ligger t. ex. Postgraven vid Höör 83,4 m ö. h.² Det är ej osannolikt, att anledningen till att man finner sandstenen i NW på en lägre nivå än i SO är den, att det sydostliga partiet blivit starkare upplyftat än det nordvästra. Om så skulle vara fallet, kunna vi således ej förlägga liastidens marina gräns lika högt vid Röstånga som vid Höör. Med hänsyn tagen till denudationen kunna vi antaga, att den vid de nämnda ställena knappast legat under 100, resp. 90 m över den nuvarande havsytan. Den kan emellertid mycket väl hava legat något högre.

Av vad ovan sagts framgår, att liashavet ej kan hava täckt någon större del av Söderåsen, men att det dock, då landsänkningen var som störst, med all sannolikhet nådde minst 25—30 m över den nuvarande bottennivån i de djupare nedskurna dalarna inom Röstångafältet. Om några svaghetzoner av den art vi förut beskrivit vid denna tid funnits i berggrunden, måste havets abraderande verksamhet ovillkorligen tagit sig uttryck i dalbildningar, och då de starka tektoniska störningarna inom området till en väsentlig del ägt rum i prekambrisk eller paleozoisk tid, finnas således alla förutsättningar för dalarnas första upprensning redan under lias.

Om bergarternas och dislokationernas ålder.

Av bergarterna äro sannolikt endast de båda gneisformerna av prekambrisk ålder. Sprickriktningar, som endast påträffas i gneisen, kunna förmodas stå i samband med dislokationer i prekambrisk tid. Av de tidigare anförda spricksystemen bör av detta skäl en grupp, nämligen den med sprickor i N 20°—40° O, anses såsom prekambrisk.

¹ NATHORST 1887.

² Enligt ekonom. kartbl. Höör.

Den kambriska sandstenen liksom de kambro-siluriska bildningarna överhuvud genomsättes av sprickor tillhörande de tre övriga grupperna (se sid. 37), och dessa böra således betraktas såsom kambro-siluriska eller postsiluriska. De vid dessa spricksystem bundna bergarterna, rivningsbreccior och diabaser, måste givetvis vara av samma ålder som dislokationerna, och de äro således även de postsiluriska. Beträffande diabaserna kan man konstatera detta samma åldersförhållande därigenom att åtminstone några av gångarna genomsätta siluravlagringarna. De olika gångarna följa alla ett och samma spricksystem, det i NW—SO, och visa en fullkomlig överensstämmelse i petrografiskt hänseende, varför ingen anledning finnes att antaga någon större åldersskillnad mellan de olika gångarna¹.

I och med påvisandet av block av diabaserna i konglomeraten inom Höör-sandstenen² har man också fastställt att de äro äldre än våra liasavlagringar. Den nu gängse uppfattningen, att de äro av paleozoisk ålder, jävas på intet sätt av förhållandena vid Röstånga³.

Nästan alla brecciorna följa dislokationslinjerna i NW—SO, men de äro dock av något växlande ålder. Den stora kvartsbreccian är, såsom i det föregående visats, en ren gneisbreccia även där den ligger innesluten mellan diabasgångar, och den får därför anses vara äldre än diabaserna⁴. Breccians upprepade regeneration visar emellertid, att dislokationerna längs denna linje fortsatt även sedan breccian först bildats, och förekomsten på några ställen av diabasblock i breccians ytterkant, vid diabaskontakten, visar, att dislokationerna och brecciebildningen fortsatt även efter diabasens framträngande.

Yngre än diabasen äro givetvis de rivningsbreccior man träffar inom densamma (t. ex. vid lokal 46). Den rivningsbreccia i kambrisk sandsten, som man i järnvägsskärningen finner vid själva diabaskontakten, kan knappast vara äldre än diabasen, enär den då otvivelaktigt även skulle hava innehållit block av gneis, vilken bergart överallt inom området visat stor benägenhet för brecciebildning längs dislokationslinjerna. Frånvaron av diabasblock i sandstensbreccian tyder på att den bildats, medan diabasen ännu var en relativt ung bergart och innan den genom upprepade dislokationer söndermulats. I detta sammanhanget bör det även framhållas, att kvartsbreccian i järnvägsskärningen ligger, om vi bortse från den senare bildade diabasen, mellan gneisen och den kambriska sandstenen. Det skulle således ej förvåna, om man i denna stora breccia träffade på block av sandstenen. Tills-

¹ Ett undantag utgör möjligen Odensjögången, vilken i motsats till övriga gångar varit utsatt för en stark tryckåverkan och därför kan tänkas vara äldre än de andra gångarna.

² Blocken omnämnas först av NATHORST, 1885, sid. 57. De överensstämma till sin petrografiska beskaffenhet fullständigt med de å sid. 19 beskrivna vittrade partierna från diabasernas salband.

³ I beskrivningen till berggrundskartan (Blad 1 & 2, sid. 87) göres gällande, att kvartsdiabaserna ej genomsätta de allra yngsta siluravlagringarna, t. ex. Klintagruppens lager, och att de därför möjligen hava framträngt redan under gotlandisk tid.

⁴ Den måste *obetingat* vara äldre än den ena av de båda diabasgångar, som omgiva densamma. Jfr sid. 33.

vidare har man emellertid ej gjort det, möjligen beroende därpå, att emellan breccian och sandstenen funnits ett gneisparti, som senare fått lämna rum för diabasen.

Rätt egendomligt förefaller det, att inga kontaktbreccior förekomma inom området. Detta förhållande tyder på att de rivningsbreccior, man snart sagt överallt finner vid diabasernas kontakter, ingenstädes hava bildats vid diabasmagmans framträngande utan antingen tidigare eller senare.

Av brecciornas och diabasernas inbördes åldersförhållande och deras förklyftning kan man sluta sig till att de nordväst-sydostliga dislokationerna delvis äro äldre, delvis yngre än diabaserna¹ och det kan således ej betvivlas, att de till någon del äro av paleozoisk ålder. För Röstångaområdets vidkommande kan man gå ännu ett steg längre och fastslå, att dessa dislokationer måste huvudsakligen hava ägt rum under paleozoisk tid och efter silurtiden. Bildandet av de talrika och mäktiga diabasgångarna längs dislokationslinjerna förutsätter, att de tektoniska störningarna längs dessa linjer varit högst avsevärda före eller vid magmans framträngande. Den ojämförligt största av brecciorna är äldre än diabasen och visar således även den, att de tidigare dislokationerna varit starkare än de som ägt rum efter diabasens bildning. Av dessa yngre dislokationer hava sannolikt större delen med växlande men i stort sett avtagande styrka följt tämligen omedelbart efter de större. Det är möjligt och väl också troligt att dislokationer ägt rum efter samma linjer i samband med transgressionerna under mesozoicum, vid »basalernas» bildning under tertiär tid och under de kvartära nivåförändringarna, men ingenting tyder på att de varit av någon betydelse. Man kan således med skäl antaga, att Söderåsen framträtt som en horst redan under senpaleozoisk tid, i varje fall har dess nordöstra sida varit utbildad vid nämnda tid.

Av de fyra grupper, i vilka vi uppdelat sprickriktningarna, återstå ännu två att nämna: den nordostliga och den nordliga. Båda uppträda i alla bergarterna inom området; de äro således yngre än diabaserna och därför även yngre än de äldsta sprickorna i NW—SO. De exempel, som vi i det föregående (sid. 38 och 39) anfört på huru de nordsydliga sprickorna kunna vara yngre än de i NW—SO och å andra sidan dessa vara yngre än de i NO—SW, torde kunna anses vara gällande över allt.

¹ Givetvis kunna de också till någon del vara av samma ålder som diabaserna.

Zusammenfassung.

Fennoskandia ist auf beinahe allen Seiten durch Verwerfungen von benachbarten Gebieten abgegrenzt. Sowohl im N wie auch im O und im W hat man das Vorkommen dieser Verwerfungen nachgewiesen, aber nur im S kann man den Kontakt des grossen Urgebirges mit den paläozoischen und den mesozoischen Sedimentfeldern beobachten, die sich von Ost- und Mitteleuropa bis an die Randzone Fennoskandias erstrecken. Infolgedessen müssen natürlich die tektonischen Verhältnisse innerhalb dieses südlichen Teils der Randzone, und zwar innerhalb des Teils der in Schonen liegt, von besonderem Interesse sein.

Erst um das Jahr 1870 beobachtete man die Dislokationen Schonens, und in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts wurden sie der Gegenstand sehr beachtenswerter Untersuchungen.¹ Diese Untersuchungen gaben indessen nur eine Übersicht über die Tektonik und liessen eine Menge Probleme ungelöst.

In vorliegender Arbeit hat Verf. einige von diesen Problemen zu einer eingehenden Untersuchung aufgenommen.

Das Röstängagebiet liegt etwa 15 km NW vom Zentrum Schonens, 56° 0' N, 13° 15' O. Es liegt am Rande eines morphologisch scharf hervortretenden Horstes, Söderåsen, und ist von einer der grössten Verwerfungen Schonens, der sogenannten Ringsjöverwerfung, durchschnitten.

Der Felsengrund besteht aus archaischen Gneisen, kambro-silurischen Sedimenten, postsilurischen Diabasen und mächtigen Reibungsbreccien.

Morphologie: Die grosse Verwerfung oder besser Verwerfungszone hat den Oberflächenformen des Röstängagebiets ihr Gepräge gegeben. Nicht nur der Horst sondern auch eine Menge kleinerer Rücken und Täler verlaufen in derselben Richtung als die Verwerfung, NW—SO. Von den Tälern ist das wegen ihrer Schönheit bekannte Nackarpsdalen das hervortretendste. Dies Tal hat eine Tiefe von 15—30 m und eine Breite von 10—80 m. Es ist ein typisches Spaltental und läuft in seiner ganzen Erstreckung einen Diabasgang entlang. Es durchschneidet doch diesen sowohl im NW wie auch im SO (vergl. die Höhenkarte).

Von noch grösserem morphologischem Interesse als das Nackarpsdalen ist das Odensjöbecken. Von steilen Felsen und mächtigen Talusbildungen umgeben liegt

¹ NATHORST 1885 u. 1887. ERDMANN.

der Odensjön, einem Kratersee nicht unähnlich. Der See liegt nicht in einem geschlossenen Becken, sondern an dem inneren, südlichen Ende eines Tals, dessen nördlicher Teil mit dem Nackarpsdalen zusammenfließt.

Am See hat das Tal zwischen den oberen Talrändern (90—95 m ü. M.) eine Breite von 200 m und an der Oberfläche des Sees (60 m ü. M.) eine Breite von 120 m.

150 m weiter nach N ist das Tal auf etwa denselben Niveaus 100 bzw. 10 m breit. Die Talsohle liegt hier ungefähr 20 m über dem Seeboden.

Der Odensjön ist als Kratersee, Maar¹, Kolksee², Karsee³, oder als ein hauptsächlich durch Dislokationen entstandener See beschrieben worden. Die Maarhypothese stützt sich nicht auf Beobachtungen und man kann sie deshalb unberücksichtigt lassen. Die Kolk- und Karhypothesen können dagegen nicht ohne weiteres abgefertigt werden. Das blind endende Tal mit seinem vertieften und erweiterten inneren Teil erinnert in der Tat sehr an gewisse Kar- oder Kolktäler. Aus mehreren Gründen müssen doch beide Hypothesen ausser acht gelassen werden. Wenn das Odensjötal durch Erosion erzeugt wäre, müsste das erodierende Wasser von S gekommen sein. Kein Flussbett ist indessen hier zu sehen, und der Horst, der älter ist als das Tal, ist für einen Fluss nicht breit genug. Es lässt sich wohl denken dass eventuell vorhandene Bäche das Tal hätten erodieren können, aber nicht den 20 m tiefen Kolk. Gleich unwahrscheinlich ist es, dass der am inneren Ende des 30 m tiefen Tals gehäufte Schnee dies Tal um noch etwa zwanzig Meter hätte vertiefen können.

Dann haben wir die Dislokationshypothese. Im Röstängagebiet gibt es eine Menge kleinerer Täler mit derselben NS- Richtung wie das Odensjötal, und diese Richtung fällt mit einer der hervortretendsten Verklüftungsrichtungen des Gebiets zusammen. Die Entstehung des Tals hängt also aller Wahrscheinlichkeit nach mit den Dislokationen zusammen. Diese dürften hier wie an manchen anderen Stellen eine Lockerzone geschaffen haben, von der sich das zerquetschte Material durch Erosion und Abrasion (Lias) leicht wegführen liess. Die Übertieferung kann ihren Grund in einem Absinken des Seebodens haben.

Petrographie. Der Felsengrund im südlichen Teil des Röstängagebiets besteht aus kambro-silurischen Schiefen, Kalkstein und Sandstein, der Felsengrund des nördlichen Teils aus Gneisen. Diabasgänge durchsetzen die sedimentären sowie die kristallinen Gesteine. In den letzteren kommen auch Reibungsbreccien häufig vor. In petrographischer Hinsicht dürften die sedimentären Gesteine, die lokale Druckmetamorphose der Diabase, die Kontakterscheinungen an den Diabasgängen und die Regeneration der Reibungsbreccien vom grössten Interesse sein. Die beiden letzteren Erscheinungen seien hier kurz beschrieben.

Die Diabasgänge zeigen in den Sedimentgesteinen deutliche Kontaktzonen,

¹ KJELLÉN 1902.

² HENNIG 1902.

³ KJELLÉN 1903.

dagegen in der Regel keine in den Gneisen. An den Stellen, wo eine Scholle von Gneis über dem Diabas liegt, ist indessen der Gneis wie gebrannt. Die Quarzkörner zeigen eine Menge feiner Spalten, oft von Hämatit ausgefüllt. Das Gestein ist infolgedessen stark rot. An einigen Stellen sieht man im Gneis Infiltrationen von Diabas. Die Quarz- und die Mikroklinkörner liegen dann in einem Zement von chloritisiertem Diabas eingebettet. An einer Stelle findet man im Diabas einen meterbreiten Klumpen eines Quarz-Orthoklasaggregats, als grober Schriftgranit ausgebildet. Da dies Aggregat, das unmittelbar unter der Gneisscholle liegt, keinen Übergang in den Diabas zeigt, ist es wahrscheinlich durch Umschmelzen eines Gneisstücks entstanden.

Reibungsbreccien sind an mehreren Stellen innerhalb des Röstängagebiets gefunden worden; die meisten folgen den Verwerfungen in der Richtung NW—SO. Die grösste Breccie hat eine Mächtigkeit von etwa 40 m und eine Ausdehnung von mindestens 2 km. Sie sind von Diabasgängen begleitet (siehe die Karte) ist aber ganz eine Gneisbreccie mit SiO_2 -Zement. Man kann folgende Breccientypen unterscheiden: 1) *Normale Gneisbreccie* mit Gneisblöcken in Quarz oder Kalcedonkitt, 2) *Mylonit*, silifiziert, ohne deutliche Blöcke, 3) *Mylonitbreccie* mit Blöcken von silifiziertem Mylonit, mit SiO_2 -Zement zusammenkittet. In den Breccien sieht man häufig eine Menge Quarzadern, die Spalten vom verschiedenen Alter ausfüllen.

Tektonik. Das Röstängagebiet stellt ein typisches Dislokationfeld dar. Beinahe überall findet man Verwerfungen, dagegen keine Faltung. Die hervortretendsten Verwerfungslinien verlaufen NW—SO, also parallel der Längsrichtung des Söderåsens. Die Breccienregeneration ergibt, dass mehrere nach einander folgende Verwerfungen längs ein und derselben Richtung stattgefunden haben, aber die zahlreichen mit einander parallel verlaufenden Breccien, die Diabasgänge und die Verwerfungsflächen zeigen andererseits, dass die Verwerfungen nicht auf eine einzige Linie beschränkt sind, sondern innerhalb einer breiten Zone angehäuft auftreten. Die Bruchlinien haben, wie die Diabasgänge und die Breccien zeigen, einen etwas windenden Lauf.

Ausser den Verwerfungen in der Richtung NW—SO gibt es im Röstängafelde mehrere andere. Diese kommen teils in der Morphologie, teils in der Klüftung der Gesteine zur Erscheinung. Die drei folgenden Verwerfungsrichtungen sind besonders häufig: N—S, NNO—SSW, NO—SW. In der ersten und in der letzten Richtungen findet man Spaltenfüllungen, die sich als bald jünger bald älter als die Verwerfungen in NW—SO erwiesen. Die ältesten Dislokationen sind die in NNO—SSW, die nur den Gneis durchsetzen.

Vergleichen wir das Röstängagebiet mit den übrigen Teilen der südlichen Randzone Fennoskandias, finden wir, dass sie sämtlich die gleichen morphologischen und tektonischen Züge aufweisen. So sind z. B. die in der Richtung NNO—SSW verlaufenden Dislokationslinien überall die ältesten. Am stärksten treten gleichfalls überall die Verwerfungen NW—SO hervor. Sie sind in der Regel von den erwähnten Verklüftungen begleitet.

Die Verwerfungen Schonens haben an einigen Stellen eine sehr grosse Sprunghöhe, bei dem Horst Romeleåsen z. B. beträgt sie etwa 2,000 m. Bei Röstånga

sind die Verwerfungen nicht so bedeutend. Die Sprunghöhe der einzelnen Verwerfungen einer Zone kann natürlich beträchtlich wechseln. In den Kambro-Silurablagerungen schwankt die Sprunghöhe von einigen Zentimetern bis zu 100 m.

Die morphologischen Verhältnisse ergeben, dass längs der markierten Dislokationszone, die den Söderåsen gegen NO begrenzt, muss der nordöstliche Teil im Verhältnis zu dem südwestlichen eine Senkung erfahren haben. Andererseits zeigen die petrographischen Verhältnisse, dass die südwestlichen Teile S und SO von Röstånga sich im Verhältnis zu den nordöstlichen gesenkt haben. Die Absenkung des nordöstlichen Teils ist im NW (bei Engelholm) am grössten, die Absenkung des südwestlichen Teils erreicht dagegen ihr Maximum im Zentrum Schoneus (bei dem Ringsjön). Beide Senkungen vermindern sich nach dem Röstångagebiet zu. Die Verwerfungen sind hier als typische Staffelbrüche ausgebildet und umschliessen den Urgebirgshorst, in dem der Odensjön liegt.

Litteraturförteckning.

- AHLMANN, H. W:SON, Abrasion på nordvästra Skånes urbergskust. — Ymer 1916.
- BOBECK, O., Studier öfver sen-glaciala marina gränsen i södra Sverige. Lund 1912.
- BRÖGGER, W. C., Spaltenverwerfungen in der Gegend Langesund — Skien. — Nyt Magazin f. Naturvid. 1884.
- DE GEER, G., Kontinentale Niveauveränderungen im Norden Europas. — Comte Rendu XI Congr. Géol. Int. Stockholm 1910.
- , Om tiden för Skånehälvöns första uppkomst. — G. F. F. Bd 40. 1918.
- ERDMANN, E., Explanation of the Geological map of Skåne (Scania). — Congress-Guide 1910.
- , De skånska stenkolsfälten och deras tillgodogörande. — S. G. U. Ser. C, a N:o 6. 1911—1915.
- GRUBENMANN, U., Die kristallinen Schiefer. 2. Aufl. Berlin 1910.
- HADDING, A., Undre dicellograptusskiffern i Skåne jämte några därmed ekvivalenta bildningar. — Medd. fr. Lunds geol. fältklubb Ser. B, Nr 6. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F. Bd 24, Nr 15. 1913.
- , Undre och mellersta dicellograptusskiffern i Skåne och å Bornholm. — Medd. fra Dansk geol. Foren. Bd 4. 1915.
- HENNIG, A., Studier öfver Skånes ytskulptur. I. Odensjön. — G. F. F. Bd 24, 1902.
- , Drag ur Skånes geologiska och geografiska utvecklingshistoria. — Skrifter utgivna av de skånska hushållningssällskapen 1914.
- HÖGBOM, A. G., Zur Mechanik der Spaltenverwerfungen; eine Studie über mittelschwedische Verwerfungsbreccien. — Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. XIII, 1916.
- KJELLÉN, R., Bidrag till Sveriges endogena geografi. III. En svensk kittelkrater. G. F. F. Bd 24. 1902.
- , VI. Kittelkrater eller »dödt fall»? — G. F. F. Bd 25. 1903.
- LIND, J. G., Geologische Untersuchungen der Beziehungen zwischen den Gesteinsspalten, der Tektonik und dem hydrographischen Netz des Gebirges bei Heidelberg. — Verh. d. Naturh.-Medizin. Vereins Heidelberg Bd XI, 1910.
- LINDSTRÖM, A., Beskrifning till kartbladet Engelholm. — S. G. U. Ser. Aa N:o 76 1880.
- MOBERG, J. C., Om fördelningen af Sveriges viktigare kritförekomster på två skilda bäcken. — G. F. F. Bd X, 1888.
- , Guide to Röstånga (with the lake Odensjön) and Skärälid. — G. F. F. Bd 32, 1910. — Congress-guide.
- MUNTHE, H., Strandgrottor och närstående geologiska fenomen i Sverige. — S. G. U. Ser. C N:o 302, 1920.
- NATHORST, A. G., Beskrifning till kartbladet Trolleholm. — S. G. U. Ser. Aa N:o 87, 1885.
- , Till frågan om de skånska dislokationernas ålder. — G. F. F. Bd IX, 1887.
- , Om de svenska urbergens sekulära förvittring. — G. F. F. Bd IV, 1879.
- TROEDSSON, G., Skånes dalmanitesskiffer, en strandbildning. — G. F. F. Bd 42, 1920.

- TULLBERG, S. A., Om lagerföljden i de kambriska och siluriska aflagringarna vid Röstånga. — S. G. U. Ser. C, N:o 41, 1880.
- TÖRNEBOHM, A. E., Om Sveriges viktigare diabas- och gabbro-arter. — Kongl. Vet. Akad. Handl. Bd 14, 1877.
- TÖRNEBOHM, A. E., och A. HENNIG, Beskrifning till blad 1 & 2. S. G. U. Ser. A1, a. 1904.
- WIMAN, C., Über das Kreidegebiet bei Båstad. — Bull. Geol. Inst. of Upsala, Vol. XV, 1916.
- , Remarques sur la crétacé à Belemnitella mucronata dans la Scanie. — Bull. Geol. Inst. of Upsala, Vol. XVI, 1919.
-

Figurförklaring.

Förklaring till berggrundskartan.

De med färg helt täckta partierna utmärka ställen där berggrunden är synlig. Talusbildningarna äro i regel ej utmärkta å kartan och ej heller en del mera obetydliga observationspunkter, särskilt inom gneisområdet.

Lokalerna äro numrerade i den följd man lämpligen besöker dem vid en exkursion till detta område. Man börjar med järnvägsskärningen (lok. 1—3), går därefter från kyrkan längs kvarndammens västra sida fram mot järnvägsstationen (lok. 4—14), följer så breccian och den stora diabasgången åt NW (lok. 15—31), och går slutligen åt söder längs Odensjödalsens västra sida (lok. 32—40). De återstående lokalerna ligga mellan Odensjön och Röstånga samhälle (lok. 41—49).

Förklaring till plansch I.

1. Mikroklingneis över diabasen vid lokal 25. De vita partierna utgöras av kvarts, de mörka av fältspat. Den senare är starkt röd av hematitstoff. (Slipprov 1942.) Förstoring 35 ggr. Vanligt ljus.

[Mikroklingneis über Diabas. Die weissen Partien sind Quarz, die dunkeln Feldspat. Dieser ist von Hämatitstaub stark rot gefärbt. Vergr. 35. Gewöhnliches Licht.]

2. Mikroklingneis i normal utbildning, lokal 42. (Slipprov 1891.) Förstoring 22 ggr. Vanligt ljus.

[Mikroklingneis, normal ausgebildet. Vergr. 22. Gewöhnliches Licht.]

3. Samma preparat som i fig. 2. Nik. korsande.

[Dasselbe Präparat wie Fig. 2. Nicols +.]

Förklaring till plansch II.

1. Biotit-mikroclin-gneis, kristallisations-skiffrig, N om lokal 48. (Slipprov 1896.) Förstoring 22 ggr. Nik. parallella.

[Biotit-Mikroclin-gneis, kristallisationsschieferig. Vergr. 22. Nicols ||.]

2. Diabas. Odensjögången, lokal 49. (Slipprov 1915.) Förstoring 19 ggr. Vanligt ljus.

[Diabas, aus dem Odensjögang. Vergr. 19. Gewöhnliches Licht.]

3. Diabas med granofyrisk struktur (se sid. 19). Stora diabasgången, lokal 20. (Slipprov 1970.) Förstoring 95 ggr. Nik. korsande.

[Diabas mit granophyrischer Struktur, aus dem grossen Diabasgang. Vergr. 95. Nicols +.]

Förklaring till plansch III.

1. Rivningsbreccia med vita block av kambrisk sandsten i rött kiselsyre-cement. S om lokal 48. (Slipprov 1952.) Förstoring 20 ggr. Vanligt ljus.

[Reibungsbreccie mit weissen Blöcken von kambrischem Sandstein in rotem Kieselsäurezement. Vergr. 20. Gewöhnliches Licht.]

2. Rivningsbreccia med block av förkislad gneismjöl (mylonitblock) i svagt rödpigmenterat kalcedon-cement. Lokal 32. (Slipprov 1923.) Förstoring 20 ggr. Vanligt ljus.

[Reibungsbreccie mit Blöcken von verkieseltem Gneispulver (Mylonitblöcke) in schwach rot-pigmentiertem Chalcedonzement. Vergr. 20. Gewöhnliches Licht.]

3. Rivningsbreccia med vita block av förkislade gneisfragment i starkt rödpigmenterat kiselsyre-cement. Lokal 53, 120 m WNW om Ugghleröd. Se sid. 30. (Slipprov 1932.) Förstoring 50 ggr. Vanligt ljus.
[Reibungsbreccie mit weissen Blöcken von verkieselten Gneisfragmenten in stark rotpigmentiertem Kiselsäurezement. Vergr. 50. Gewöhnliches Licht.]
4. Samma preparat som i Fig. 3. Nik. korsande.
[Dasselbe Präparat wie Fig. 3. Nicols +.]

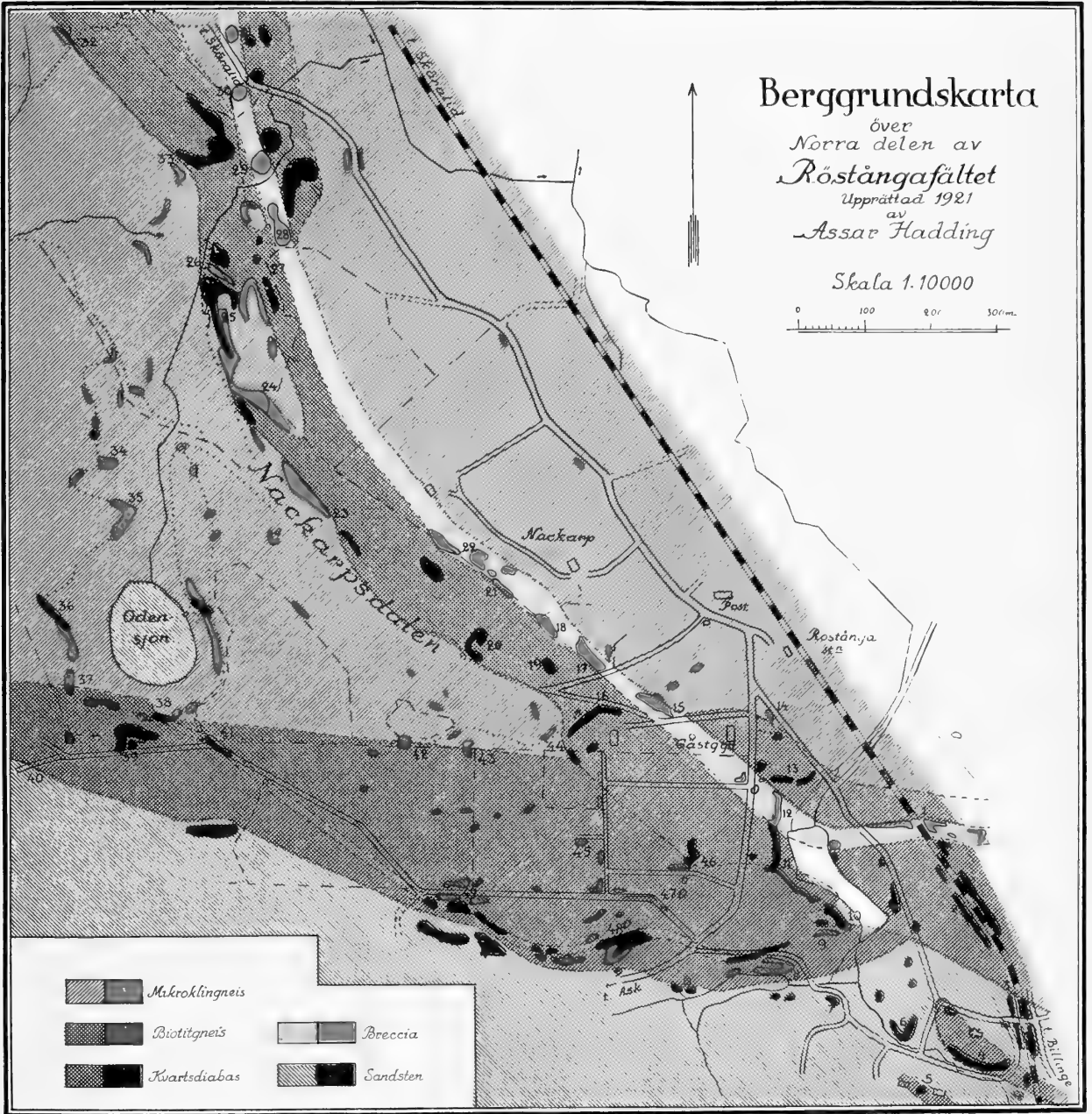
Förklaring till plansch IV.

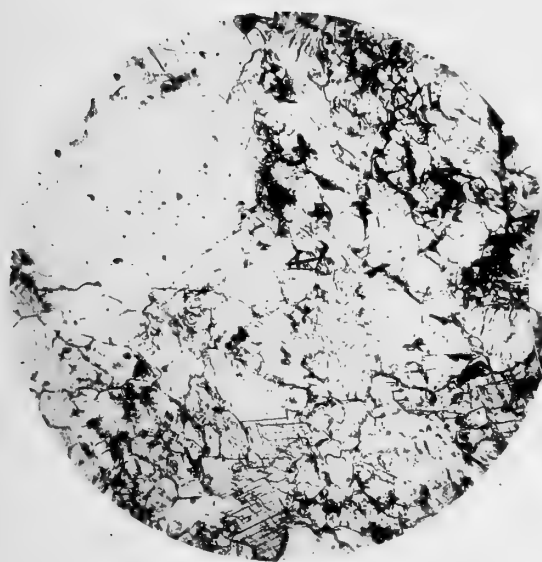
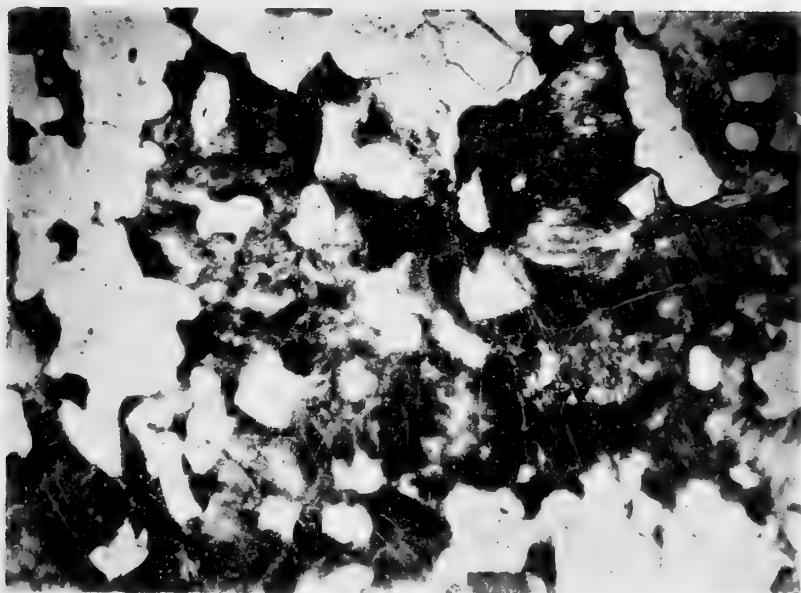
1. Tät diabas, kloritiserad, med gneiskorn. (Gneis med diabasimpregnation.) Ovan kvarts-fältspat-aggregatet vid lokal 10. (Slipprov 1946.) Förstoring 11 ggr. Vanligt ljus.
[Dichter Diabas, chloritisiert, mit Gneiskörnern (= Gneis mit Diabasinfiltationen.) Vergr. 11. Gewöhnliches Licht.]
2. Boll i mylonit-breccian; ca 5 cm i diameter. Huvudmassan utgöres av svagt rödpigmenterad, förkislad mylonit. I denna ligga brottstycken av äldre, starkare eller svagare pigmenterade myloniter, ofta med igenläkta sprickor. Kvartsådror genomsätta blocken. Lokal 17. (Slipprov 1929 b.) Förstoring 12 ggr. Vanligt ljus.
[Gesteinsbruckstück in der Mylonit-Breccie. Die Hauptmasse besteht aus pigmentiertem, verkieseltem Mylonit. In diesem liegen kleine Bruchstücke älterer Myloniten. Quarzadern durchsetzen die Blöcke. Vergr. 12. Gewöhnliches Licht.]
3. Boll i mylonit-breccian. Detalj av huvudmassan, den silificerade myloniten. Samma preparat som i fig. 2. Förstoring 50 ggr. Vanligt ljus.
[Bruchstück in der Mylonit-Breccie. Dasselbe Präparat wie Fig. 2. Vergr. 50. Gewöhnliches Licht.]
4. Samma preparat som i fig. 3. Nik. korsande.
[Dasselbe Präparat wie Fig. 3. Nicols +.]

Förklaring till plansch V.

1. Mikroklin-gneis med impregnation av tät diabas, å fotografien helt svart. Lokal 25. (Slipprov 1922.) Förstoring 20 ggr. Nik. korsande.
[Mikroklingneis mit Infiltrationen von Diabas. Vergr. 20. Nicols +.]
2. Breccia, grå, sandstensliknande. Se sid. 30 och 31. Lokal 53, 120 m WNW om Ugghleröd. (Slipprov 1920.) Förstoring 26 ggr. Vanligt ljus.
[Breccie, grau, sandsteinsähnlich. Vergr. 26. Gewöhnliches Licht.]
3. Breccia i kambrisk sandsten. S om lokal 48. (Slipprov 1952.) Förstoring 50 ggr. Vanligt ljus.
[Breccie in kambrischem Sandstein. Vergr. 50. Gewöhnliches Licht.]
4. Samma preparat som i fig. 3. Nik. korsande.
[Dasselbe Präparat wie Fig. 3. Nicols +.]







3





1.

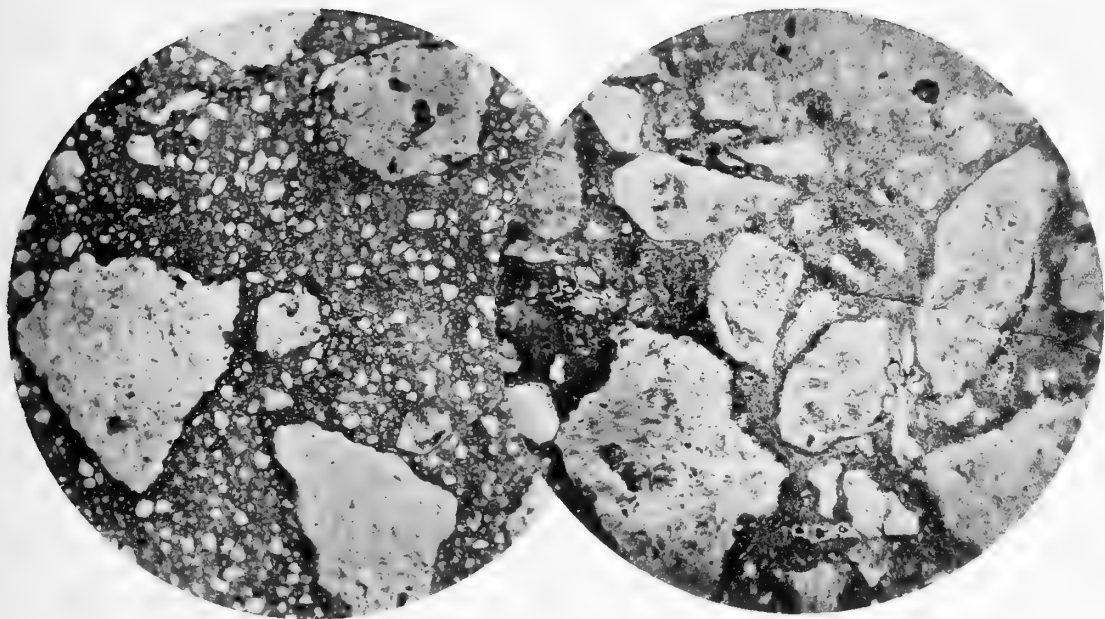


2.

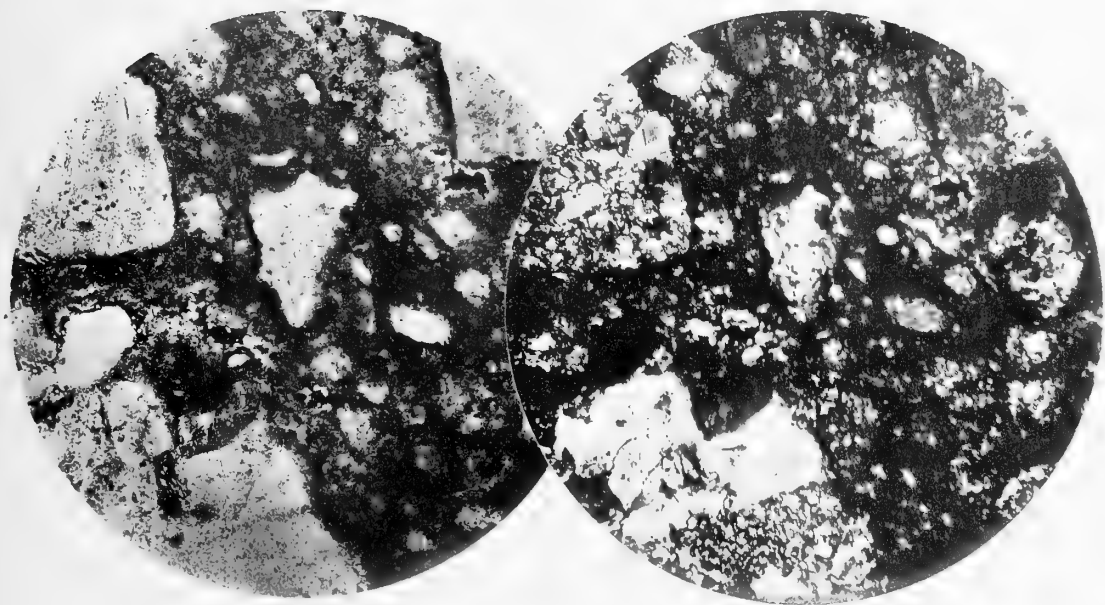


3.

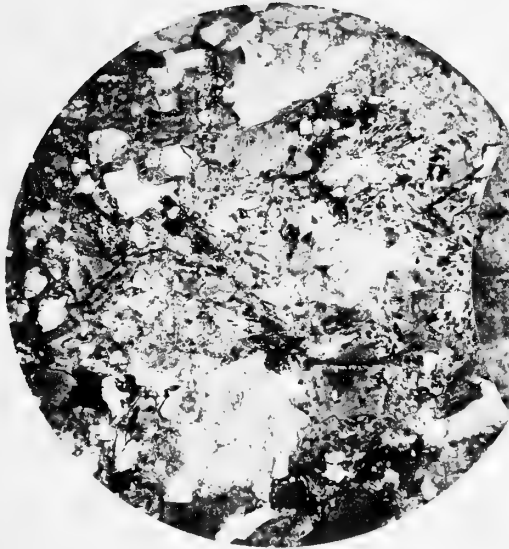




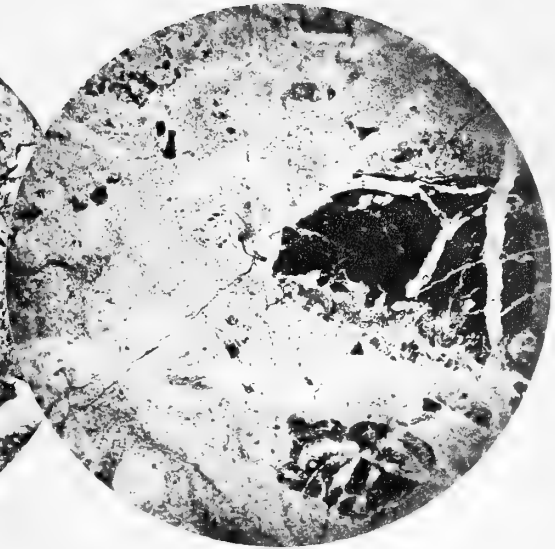
2



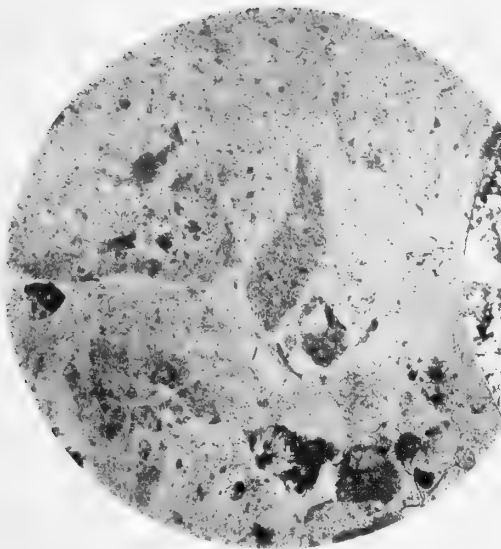
3



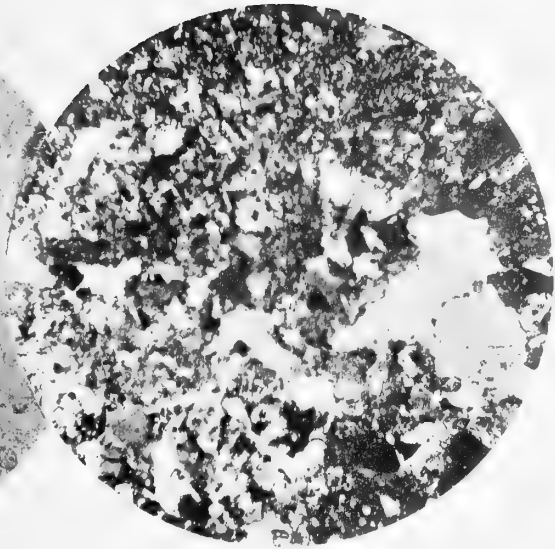
1.



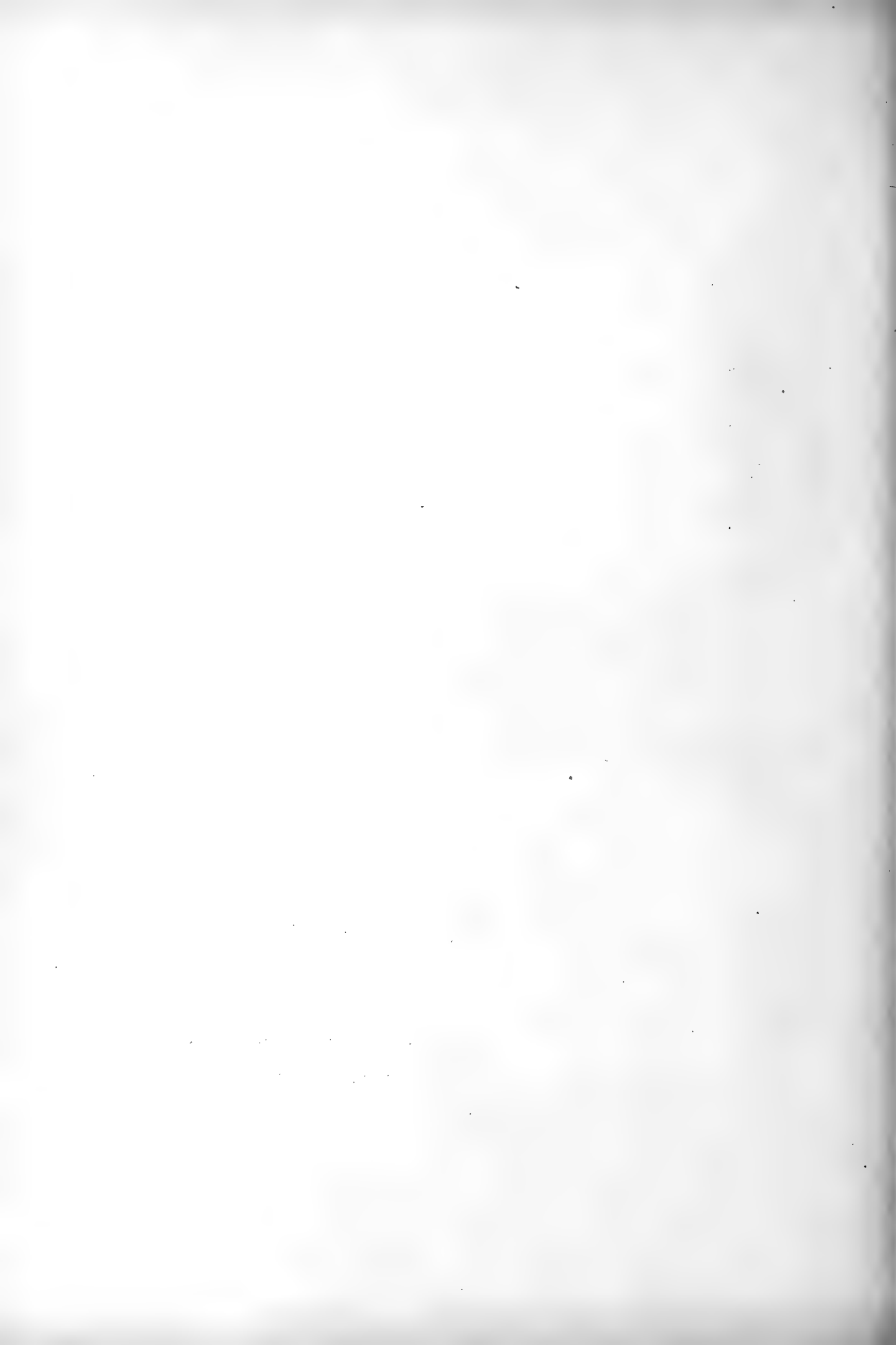
2.

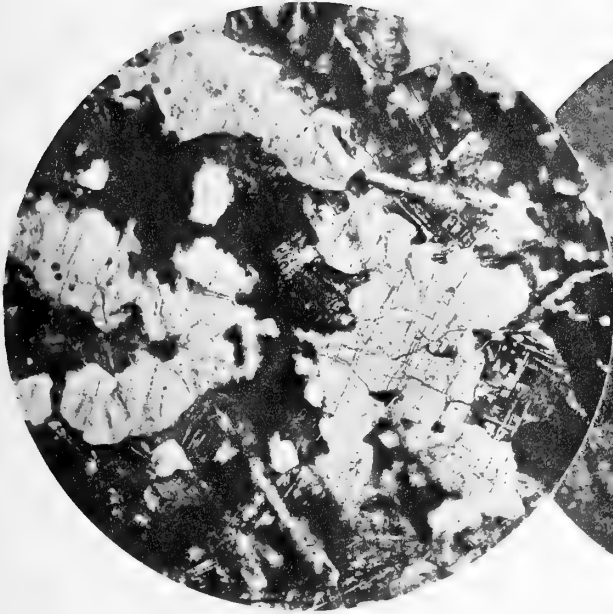


3.

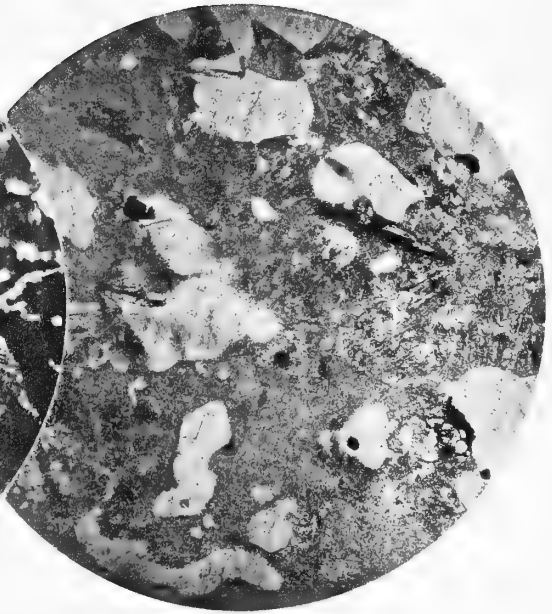


4.

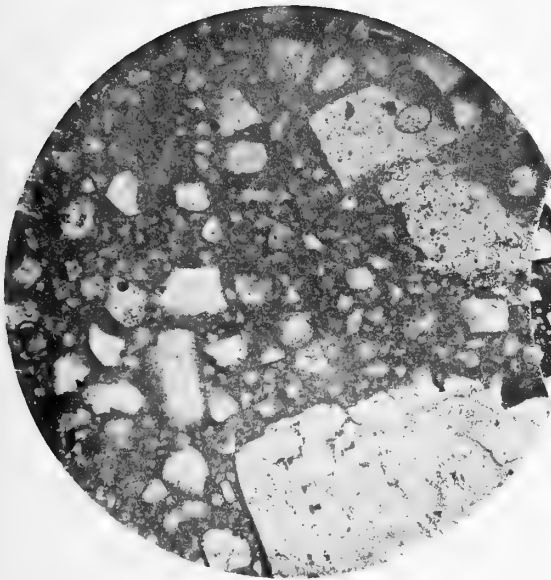




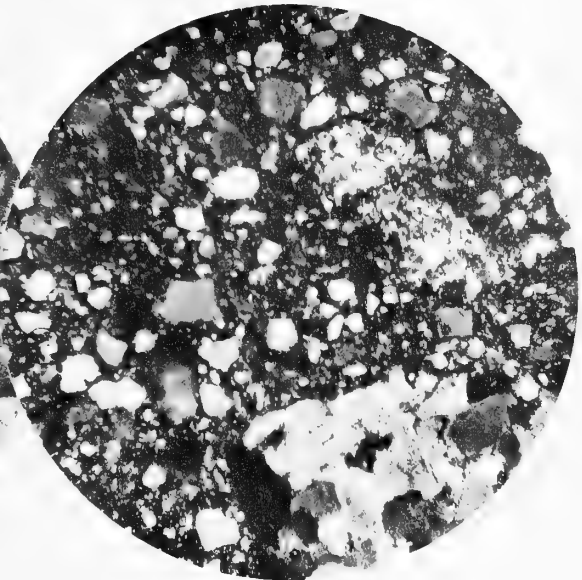
1



2



3



4

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 5.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 5.

UNDERSÖKNINGAR ÖVER ÖRESUND

IX.

EN ORIENTERING ÖVER BOTTENFÖRHÅLLANDENA
I ÖRESUND OCH SÖDRA ÖSTERSJÖN

AV

L. GUNNAR SJÖSTEDT

MED 2 PLANSCHER OCH 22 TEXTFIGURER

(MIT ZUSAMMENFASSUNG IN DEUTSCHER SPRACHE)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Föredragen i Kungl. Fysiografiska Sällskapet den 12 April 1922.

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

Undersökningarna över Öresund hava hittills publicerats i två serier, en biologisk-faunistisk och en biologisk-botanisk med var sin nummerföljd. Då emellertid under arbetets fortgång å ena sidan upptagits undersökningar av övervägande geologisk och hydrobiologisk art och å andra sidan en del undersökningar beröra både zoologiska och botaniska spörsmål, har det visat sig opraktiskt att upprätthålla en dylik serieindelning. Följande arbeten över Öresund komma därför att i likhet med föreliggande publiceras under den mera indifferentia huvudtiteln »Undersökningar över Öresund» med en fortlöpande nummerserie, i vilken även de redan offentliggjorda arbetena inräknats. Samtliga undersökningar äro intagna i Lunds univ:s årsskr. N. F. Avd. 2 (Fys. sällskap:s handl. N. F.).

Hittills offentliggjorda arbeten i serien Biologisk-faunistiska undersökningar äro:

1. **W. Björck:** *Pantopoda, Mysidacea* und *Decapoda*. (Bd 9, nr 17).
2. » » *Crustacea, Mallacostraca* och *Pantopoda*. (Bd 11, nr 7).
3. **A. Eliason:** Zwei für unsere Fauna neue Polychæten, *Sphærodorum Philippi* FAUVEL und *Apistobranchus Tullbergi* THÉEL. (Bd 12, nr 10).
4. **H. Wallengren:** Die Infusoriegattung *Lembus* COKE und *Plagiopyla* STEIN. (Bd 14, nr 30).
5. **A. Eliason:** *Polychæta*. (Bd 16, nr 6).
6. **G. Thulin:** Über *Cossura longicirrata* WEBSTER und BENEDICT und über die Röhren von *Disoma multisetosum* ØRSTED. (Bd 17, nr 10).

I serien Biologisk-botaniska undersökningar hava följande avhandlingar publicerats:

1. **M. Weibull:** Studier över svensk tång, företrädesvis från Öresund. (Bd 15, nr 7).
2. **G. Sjöstedt:** En vegetationsfärgning av *Nodularia spumigena* i Öresund jämte biologisk översikt över övriga marina baltiska planktonfärgningar. (Bd 18, nr 2).

Sammanlagda antalet offentliggjorda arbeten över Öresund äro åtta. Uti den fortlöpande nummerserien erhåller sålunda föreliggande avhandling nummer nio. Lund i januari 1923.

Hans Wallengren.

I motsats till de stora oceanerna, som i bottenbiologiskt hänseende numera få anses åtminstone i stora drag relativt väl utforskade, äro de grunda kust- och innanhaven härutinnan ännu så gott som fullständigt okända. De undersökningar, som hittills föreligga rörande bottenförhållandena inom dessa senare havsområden, äro i allmänhet av rent kemisk-geologisk resp. rent floristisk-faunistisk karaktär. I biologiskt hänseende är däremot härom mycket litet bekant. Att det emellertid råder en bestämd, ömsesidig avhängighet mellan bottenbeskaffenheten å ena sidan och växt- och djurlivet å andra torde vara otvivelaktigt. Härom vittna bl. a. PETERSENS och BOYSENS—JENSENS (1893, 1911, 1913—15) undersökningar i de danska farvattnen, liksom också de erfarenheter, som under senare år vunnits inom limniska området (NAUMANN, 1917 b). En undersökning av ifrågavarande marina avlagringar, deras uppkomst, sammansättning och biologiska natur, torde sålunda kunna antagas giva ganska mycket av intresse.

För att vinna klarhet i någon eller några av hithörande hydrobiologiska frågor påbörjades av mig förlidet år en undersökning av bottenbeskaffenheten och bottenförhållandena i Öresund och södra Östersjöområdet. I det följande skall en kortfattad översikt över därvid hittills erhållna resultat lämnas.

1. Apperatur och metodik.

Redan vid påbörjandet av ifrågavarande undersökning visade det sig nödvändigt modifiera den vid marina bottenundersökningen förut använda metodiken. De lodnings- och provtagningsapparater, som inom den marina hydrobiologien hittills funnit användning¹, visade sig nämligen för undersökningar av detta slag olämpliga och opraktiska. På grund härav konstruerades och utexperimenterades av mig och Mekanikern PHILIP OLSSON, Malmö, ett par bottenprovtagningsapparater, profillod, som här nedan skola beskrivas.

¹ JUHLIN-DANNEFELT, 1882, REGNARD 1891, MURRAY 1891, F. L. EKMAN, 1893, V. W. EKMAN, 1905, PETERSEN, 1911, STEHR, 1911.

1. Bottenharpunen.

Denna först konstruerade apparat (fig. 1) består av en övre huv- och en nedre rördel. Den senare är uppbyggd av ett 0,5 m. långt mässingsrör, med en inre diameter av 26 mm. samt nedtill skyddat av en härdad, förtent stålskoning (fig. 2 *a*). Stålringens inre diameter är något trängre än mässingsrörets samt försedd med en kautschuckpackning (*d*), mot vilken det inre rörets, slamrörets (*c*), nedre mynning vilar. Stålringens och kautschuckpackningens inre diameter överensstämmer med slamrörets. Till ytterligare förstärkning försågs ytterröret med ett utvändigt fastlött kortare mässingsrör strax ovan stålringen. Se fig. 1 och 2 *e*.



Fig. 1.

Bottenharpun.
— 0,21 av n. st.

Apparatens övre del, huvu (fig. 4), består likaledes av ett mässingsrör, i vidd avpassat till lodrörets yttre diameter. Ungefär på huvens mitt sitter på insidan en bred mässingsring (fig. 3 *b*) med inåtböjd överkant fästad. I denna ring ligger en gummipackning, vilken hålles fast dels genom två skruvar, en vid vardera sidan, dels genom mässingsringens överböjda kant. När huvu är påskruvad rördelen, kommer denna gummipackning att vila mot slamrörets övre

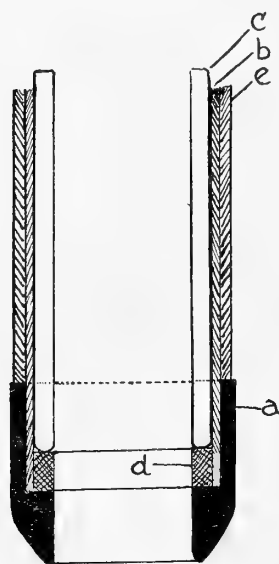


Fig. 2.

Bottenharpunens nedre del. *a* stålskoning; *b* yttre mässingsrör; *c* slamrör; *d* kautschuckpackning; *e* extra förstärkningsrör. (1 × 1.)

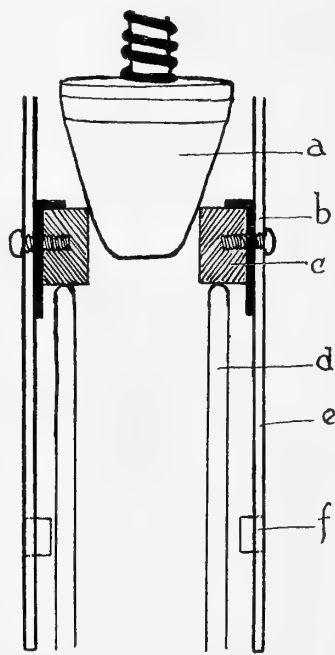


Fig. 3.

Parti av ventilanordningen. *a* ventilkon; *b* mässingshylsa med överböjd kant, som fasthåller gummipackningen *c*; *d* slamrör; *e* huvrör; *f* tapp till låsinrättningen. (1 × 1.)

myrning. Avståndet mellan gummipackningarna i apparatens övre och nedre del (fig. 3 *c*, fig. 2 *d*) motsvarar noga slamrörets längd (0,5 m.). Genom de båda gummipackningarna ernås tydligen en fullkomligt luft- och vattentät tillslutning från ytterröret. Slamröret blir sålunda öppet endast i sin nedre ände. Upp till regleras passagen av den mot övre gummiringens kant slutande ventilen (fig. 3).

Ventilen består av en mässingskon (fig. 5 *e*), i vilken en metallstång (*b*) är inskruvad. Denna stång sticker igenom huvens löstagbara överdel (fig. 5 *c*, jfr fig. 4) och är i toppen försedd med en cirkelrund mässingsskiva (fig. 5 *a*). När lodet kastas, prässas ventilkonen uppåt dels av inre vattentrycket från slamröret, dels genom yttre vattentrycket mot ventilskivans undersida. När lodet tagit botten upphör givetvis trycket och ventilen prässas genom egen tyngd och genom den mellan ventilkonen och huvens överdel sittande mässingsfjädern (fig. 5 *d*) ned i gummipackningen (fig. 3 *c*), vilken som nämnt i sin tur sluter lufttät mot slamrörets övre ände. När lodet sedan halas upp, medföljer också den i slamröret befintliga slampelaren, tack vare det under ventilkonen uppkommande negativa trycket. Ventilskivans storlek avpassas efter ventilens tyngd och ventiltjäderns styvhet.

Huvens överdel (fig. 5 *c*) är löstagbar och fästes genom två sidoskruvar (se fig. 4—6). Kring dessa skruvar leder även bygeln (fig. 4), som i toppen är försedd med en stark, lätt vridbar krok, i vilken lodlinan anbringas. Genom fyra utborrade hål (fig. 6) på huvrörets sida är fritt utlopp för det genom slamröret vid lodskottet framrusande vattnet berett.

När apparaten skall göras klar till funktion, skjutes huvan in över rördelen och fastläses i denna genom en enkel låsinrättning, bestående av två inre tappar (fig. 3 *f*) i huvens nedre del, vilka passa in i två skårar i rördelens övre ände (fig. 7). Genom en enkel vridning kan huvan härigenom lätt avtagas och påsättas. Som ytterligare säkerhet är på huvens utsida därjämte anbringad en mässingsfjäder

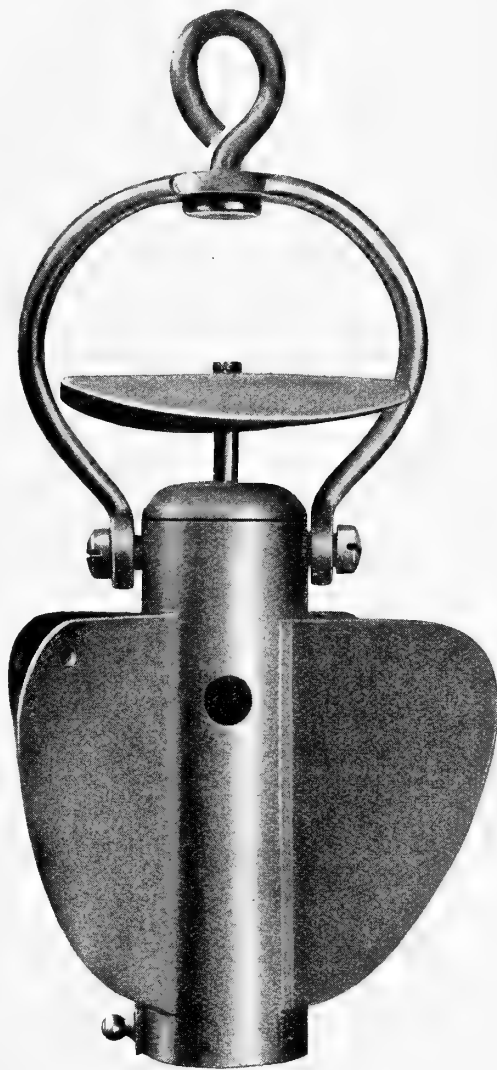


Fig. 4.

Bottenharpunens övre del. — 0,7 av n. st.

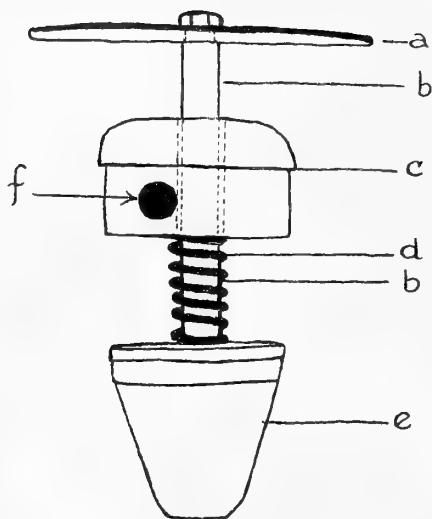


Fig. 5.

Ventil. — *a* ventilskiva; *b* ventilstång;
c huvens överdell; *d* ventilfjäder; *e* ventil-
kon; *f* hål för ena bygelskruv.

(0,86 av n. st.)

(c:a 1 varv på 5 m.), varigenom apparaten lättare skär ned i substratet.

Som slamrör har jag vid profillodning på ringare djup och lösare botten använt halvmeterlånga rör av ångpanneglas av 3 mm:s gods och en inre diameter av 18 mm. Av de olika fabrikat, jag prövat, må särskilt rekommenderas »Eureka Guage Glass» från TOMMY & SONS, Perth, Skottland. Rören beställas lämpligen direkt från glasbruket i halvmeterslängder med rundsmälta ändar och sedermera väl härdade. För provtagning på större djup och hårdare botten erfordras på grund

(fig. 6 *b*), på insidan försedd med en kort tapp, som passar in i ett därtill utborrat hål i lodröret, strax under ena sidoskåran (fig. 7), och på så sätt omöjliggör, att huv- och rördelarna vid apparatens nedslag i botten falla i sär från varandra.

På rörets mitt är en konisk blytynd fastlödd (fig. 1). Ovan denna kunna sedan, allt efter djup och bottenbeskaffenhet, ytterligare tyngder anbringas. Vid full belastning och fritt fall genom vattnet löper lodet med en hastighet av omkring 4 m. i sekunden.

Som synes är apparaten i sin övre del försedd med fyra svagt vridna propellerblad. Genom dessa propellerblad liksom också genom tyngdens anbringning strax ovan lodrörets mitt erhålles ett fullt vertikalt nedslag i botten. Genom propellerbladen, vilkas vridning ej får vara för stor, ernås vidare en svag rotation

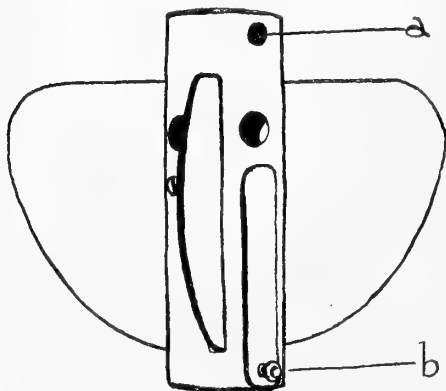


Fig. 6.

Huvröret. — *a* hål för ena bygelskruv;
b säkerhetsfjäder till låsinrättningen.

(0,5 av n. st.)

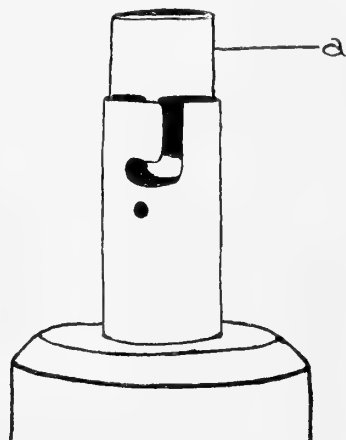


Fig. 7.

Rördelens övre parti med insatt
slamrör (*a*) samt låsinrättning. Se
texten. (C:a 0,5 av n. st.)

av apparatens häftiga nedslag material av annan beskaffenhet. Jag har för detta ändamål använt invändigt förtenta mässingsrör med överböjda kanter.

2. Stötlodet.

Stötlodet (fig. 8) skiljer sig från ovan beskrivna apparat huvudsakligen därigenom, att den över den fastlödda blykonen på lodrörets mitt befintliga blytyngden genom kedjor och stänger, såsom fig. 9 och 10 visa, är förbunden med lodlinan och förskjutbar längs lodrörets övre del. *Sedan lodet tagit botten, kan man sålunda* genom höjning och sänkning av lodlinan och den därmed förbundna, ungefär 15 kg. tunga blytyngden genom korta, kraftiga stötar *fortsätta att prätta ned profillodet till önskat djup.* Som lodrör användes här ett ut- och invändigt galvaniserat stålrör med inre diameter av 26,5 mm. Slamrörets längd är 1 m., inre diameter 23 mm., yttre 25,5 mm. Bygeln är fast och försedd med en smal, horisontal, i båda ändar genomborrad stål-skiva som styriirättning för de båda stängerna från blytyngden (se fig.).

Ventilanordningen (fig. 11—12) på denna senare apparat är av något förändrad typ. Centrala partiet av huvens överdel är genom ursvarvning försänkt inom huvrörets kanter samt försett med åtta snedborrade hål till avlopp för vattnet från slamröret. Mot huvrörets innerkant vilar själva ventilen, bestående av en på den fria ytan svagt välvd gummiplatta, innesluten i en ursvarvad, cirkelrund skiva av mässing. Ventilstången (*d*) är instucken genom det centrala borrhålet i huvens överdel (fig. 11 *a*) samt i spetsen försedd med en bred mutter, som hindrar ventilen att falla ut. På ventilstången är anbringad en mässingsfjäder (fig. 12 *d*), som prässar ned ventilen mot huvrörets överkant.

Med detta stötlod torde man, efter modifiering, allt efter bottenens be-

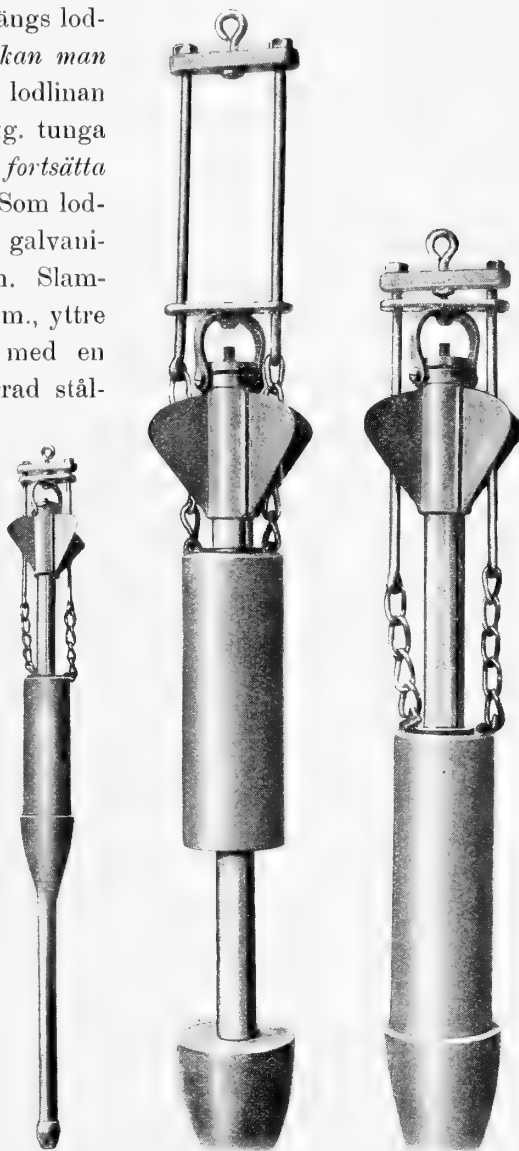


Fig. 8.

Stötlod, c:a
 $\frac{1}{12}$ av n. st.

Fig. 9—10.

Stötlodet i funktion. (0,2 av n. st.)

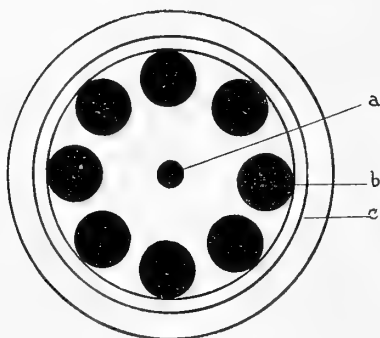


Fig. 11.

Stötlodet. Huvröret sett uppifrån.
a hål för ventilstången; *b* passage för
 vattnet från slamröret; *c* huvrörets in-
 nerkant, på vilken ventilen vilar.

(1 × 1.)

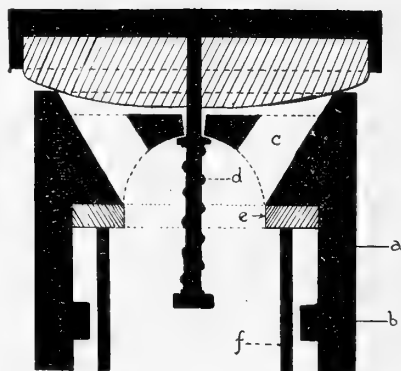


Fig. 12.

Ventilanordning. *a* huvrör; *b* tapp till
 låsinrättningen; *c* passage för vattnet
 från slamröret; *d* ventilfjäder; *e* gummi-
 packning; *f* slamrör. (1 × 1.)

skaffenhet, av lod- och slamrörets längd, blytyngdens storlek och fallhöjd, kunna tränga ned i vilken sedimentbotten som helst, till vilket djup som helst.

3. Profilens urtagning och vidarebehandling.

Sedan lodet halats upp, införes en kork i slamrörets nedre mynning. Apparaten tages sedan isär, slamröret lyftes ut och ett nytt insättes.

Genom en i slamröret underifrån inskjuten kolv tryckes korken och den därpå vilande slampelaren i höjden, varvid det överflödiga vattnet får rinna bort. För att förhindra bortsvämning av profilens ytliga lager övertäckes slamröret med ett stycke finmaskig Müllergas, varigenom vattnet får passera. Därefter tillslutes även slamrörets övre mynning och röret ställes undan för vidare undersökning i land.

Vid laboratorieundersökningen tryckes slampelaren underifrån försiktigt ut ur röret på tjockt filterpapper, där den får ligga en stund, tills en del av fuktigheten upptagits av papperet. Därefter klyves profilen på längs medelst intill varandra lagda, tunna glasskivor — för kortare profiler objektglas —, vilka försiktigt tryckas ned i slampelarens mittlinie och sedan flyttas isär. På så sätt erhålles en synnerligen god bild av bottenens beskaffenhet i stratigrafiskt hänseende. Sedan avritas eller fotograferas profilen, varefter en närmare undersökning av de olika skikten vidtages.

II. Översikt över de inom det undersökta området existerande bottentyperna.

Den förste, som visat en klar uppfattning om den i havet överallt förekommande detritusmängdens betydelse som näringsmedel för den marina planktonfaunan, är LOHMANN. I sitt synnerligen betydelsefulla arbete »Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton» framhåller LOHMANN bl. a., att fytoplanktonet, innefattande såväl makro- som nanoplankton, som ensam näringskälla är otillräckligt för det marina zooplanktonet. En ytterligare näringskälla måste nödvändigt existera, och denna representeras enligt LOHMANN just av den allestädes rikt utbredda detritus.

Den Lohmanuska detritusteorian har sedermera upptagits av de danska forskarne C. G. JOH. PETERSEN och P. BOJSEN-JENSEN (1911) och av dem bevisats äga giltighet även för en stor del av den högrö, marina evertebratfaunan. Större delen av bottenfaunan i det av PETERSEN och BOJSEN-JENSEN undersökta området, Thisted Bredning i Limfjorden, visade sig nämligen hämta sin näring dels från i vattnet suspenderade detrituspartiklar, dels från det likaledes av detritus bestående övre bottenlagret. Planktonet visade sig däremot i näringshänseende spela en endast helt obetydlig roll för ifrågavarande djur. Till samma resultat kommer senare också BLEGVAD (1914) genom sina i biologiskt hänseende högst förtjänstfulla, delvis experimentella undersökningar över bottenfaunans näringsförhållande i de danska farvattnen i allmänhet. »All the characteristic animals, i. e., the most common and most evenly distributed forms are pure detritus eaters. This is for instance the case with all the bevalves, the extraordinarily numerous *Spatangidae*, many worms, crustaceans (e. g. *Haploops tubicola*) and gastropods such as *Aporrhais* and *Turritella*. Next in order of frequency come the herbivorous detritus eaters, among which the small gastropods of the plant region are especially important» (BLEGVAD l. c.).

Att de baltiska Lamellibranchierna livnära sig av bottensubstans har redan tidigare framhållits av MÖBIUS (1873). Även RAUCHENPLAT (1901) räknar i sitt arbete över faunan i Kielerbukten åtskilliga bottendjur såsom *Arenicola*, *Pectinaria*, *Diastylis Rahtkii* m. fl. som rena detritusätare.

Av dessa i största korthet refererade undersökningar framgår tydligt bottenbeskaffenhetens utomordentligt stora och genomgripande betydelse för faunan. I stort sett torde näringsförhållande och bottenbeskaffenhet kunna betraktas som utslagsgivande för bottenfaunans sammansättning i kvalitativt och kvantitativt hänseende. En noggrann kännedom om bottenbeskaffenheten och bottenförhållandena i morfologiskt och kemiskt-biologiskt hänseende utgör sålunda den absolut nödvändiga förutsättningen för en rätt förståelse av den inom ett givet område existerande faunans sammansättning och fördelning.

Vad beträffar beteckningarna för vissa av de inom kust- och innanhaven förekommande bottentyperna, såsom klippbotten, grus- och sandbotten, äro dessa till sin innebörd självklara och omöjliga att missförstå.

I fråga om uppfattningen av vissa andra marina bottentyper, såsom lera och framför allt vad jag här vill beteckna som marin gyttja, har däremot hos respektive författare den största förbistring varit rådande. Dessa båda, var på sitt håll synnerligen karakteristiska och vitt skilda avlagringstyper ha ständigt varit föremål för sammanblandning och förväxling. I den marina hydrobiologiska litteraturen föreligga därom de mest skiftande benämningar, i regel utan närmare morfologisk karakterisering, varför det ofta ställer sig svårt att avgöra, vad som i ena eller andra fallet åsyftas. Då emellertid, som av ovanstående framgår, kännedomen om bottenbeskaffenheten är av största betydelse för en rätt förståelse av faunans ekologi, följer härav också nödvändigheten av en enhetlig terminologi med hänsyn till ifrågakvarande bottenavlagringar.

Bottenbeskaffenheten i Öresund och södra Östersjön torde lämpligen kunna grupperas i följande bottentyper:

I. Klippbotten.

Utgör med remnor, skrevor och fördjupningar ett utmärkt substrat för en rik algvegetation. Uppkommande detritus svämmas undan till skyddade hålor och större fördjupningar, där sålunda gyttjebildning uppkommer. Har vid Skånekusten påträffats vid Kullen.

II. Blockbotten.

Bildad av större block (diam. 25 cm. >). Närmar sig sålunda i bottenbiologiskt hänseende klippbotten och är som denna, där djupet ej lägger hinder i vägen, karakteriserad av en rik algvegetation. På grund av de talrikare, för strömmen skyddade fördjupningarna i en dylik blockbotten är gyttjebildningen där mera utbredd än på den sammanhängande klippbotten, där den uppträder mera lokaliserad. Blockbotten har inom det undersökta området påträffats S. om Kullen samt vid Hvens nordöstra sida.

III. Klapperbotten.

Botten består av kantiga eller rundade, mindre stenar (diam. c:a 25—1 cm.). Vanlig i litoralen, förekommer dock även på större djup, t. ex. Staffansbank i Öresund. Ren klapperbotten dock relativt sällsynt. Blandningsformer av denna och följande typer vanliga. Algvegetation relativt riklig.

IV. Grusbotten.

Kornstorleken varierande från ungefär 1 kbcem.—2 kbmm. Vegetationen fattig, beroende på frånvaron av fast substrat. Denna bottentyp iakttagen bl. a. vid östra Skånekusten, öster om Simrishamn.

V. Sandbotten.

Bestående huvudsakligen av fina kvartskorn upp till 1(—2) kbmm:s kornstorlek. Dessutom inblandade enstaka korn av fältspat, glimmer och horublande. Högre algvegetation saknas fullständigt. *Zostera*-vegetation och på grundare vatten *Ruppia*- och *Potamogeton*-vegetation ofta rikt utvecklad. Sandbottenen visar vanligen en *skiktning av kemisk-biologisk art* i ett övre, ljusare, vanligen svagt gulbrunt *ytskikt* av c:a 0,5 cm:s tjocklek och ett undre, mörkare, vanligen gråvitt, på näringsrik botten stundom svartgrått, *djupskikt* (reduktionszon).

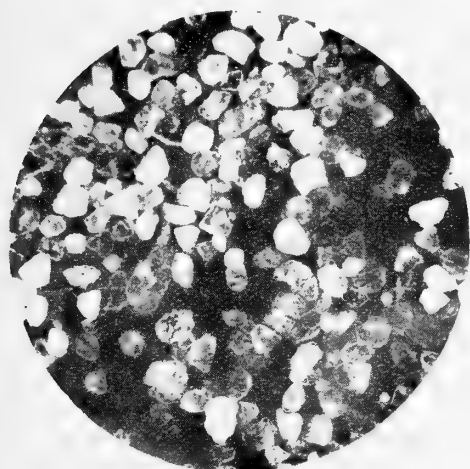


Fig. 13.

Litoralsand från Öresund. Ytskiktet. Riklig järnoxidutfällning (de vita partierna) på kvartskornen. (8 × 1.)

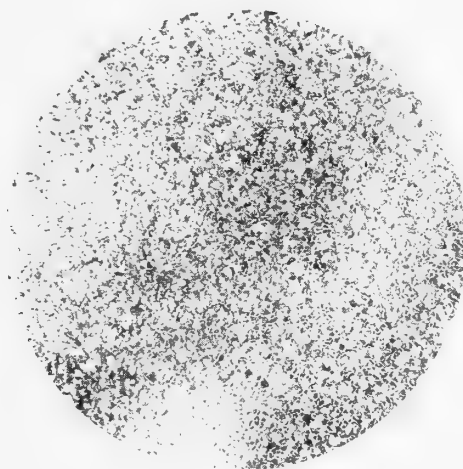


Fig. 14.

Bottensand från södra Östersjön, 50 m. djup. Obs. den ringa kornstorleken. (8 × 1.)

Ytskiktet är rikt på finfördelad, brunaktig detritus samt diatomeer. Kvartskornen vanligen mer eller mindre gulbruna av riklig järnoxidutfällning. I strandregionen är sanden i regel försedd med en specifik flora av talrika cyanophyceer och diatomeer, de senare ofta med Fe_2O_3 -aurikning.

Av cyanophyceerna äro i synnerhet *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) THUR., *Spirulina subsalsa* ÖRST., *Sp. tenerrima* KG. samt *Lyngbya aestuarii* (MERT.) LIEB. framträdande. Den förstnämnda av dessa arter, *Microcoleus chthonoplastes*, är av alldeles särskilt intresse, i det att den på vissa håll, t. ex. i Danmark på Fyens nordkust förorsakar en högst egenartad förlandningsprocess (HOFFMAN-BANG, 1817). Med sina fina trådar genomväver den sanden och sammanbinder genom sina slemskidor de enskilda sandkornen till ett fast, sammanhängande ytskikt. Genom ström och vind påföres stranden ständigt nya sandmassor, nya sammanhängande ytskikt bildas, och stranden vinner mer och mer terräng.

Av den för litoralsanden utmärkande diatoméfloran märkas särskilt arter av

släktena *Navicula*, *Diploneis*, *Achnanthes*, *Amphora* och *Cocconeis*. Se härom vidare WARMING, 1904.

Djupskiktet är som nämnt mörkare till färgen. Syretillgången är här försvårad eller mer eller mindre avstängd. Förmultning av den i sanden inmängda detritus inträder, H_2S -utveckling blir härav följd, och järnet övergår i svavel-föreningar och ger därigenom upphov till den mörkare färgen i detta skikt. Utsättes reduktionslagret för luftens inverkan, uppoxideras svaveljärnet till järnoxid, och den mörka färgen försvinner.

Denna bottenotyp är som bekant mycket vanlig i litoralen. Ute i Sundet finner man den även på grunden, t. ex. Sjollen, Disken och vidare i den s. k. Gräsrännan typiskt utbildad. På djupare vatten är sanden vanligen mer eller mindre gyttje-blandad.

VI. Lerbotten.

Leran består till huvudsaklig del av aluminiumsilikat i ytterst finfördelad form (Pl. I, fig. 1). Med hänsyn till färgen föreligger allt efter järnoxidhalten olika nyanser, såsom ljusgrått, gulbrunt, rödbrunt, brunt. I leran finner man vanligen också större eller mindre mängder $CaCO_3$. Organiska beståndsdelar i regel inga. Leran, som sålunda huvudsakligen är av *minerogen* natur, är till konsistensen seg och plastisk, allt egenskaper, som väl skilja denna avlagringstyp från nästföljande.

Ren lerbotten har i ytlagret icke påträffats i Öresund men väl vid östra Skåne-kusten, i trakten av Simrishamn.

VII. Gyttjebotten.

1. Gyttjans allmänna karakterisering och biologiska betydelse.

Vi komma härmed över till den inom det undersökta området allmännast utbredda och för bottenfaunan utan gensägelse viktigaste bottenotypen. Förut nämnda botten typer äro samtliga av *minerogen* natur. Till skillnad från dessa är *gyttjebotten till huvudsaklig del bildad av organiska förmultningsrester av växter och djur och sålunda av organogen natur*.

Gyttja som vetenskaplig term möter oss i litteraturen första gången hos HAMPUS VON POST, 1855. Några år senare, 1862, har samma avlagringstyp jämte några andra, yngre, nutida bildningar såsom dy, torv och mylla av samme författare ånyo upptagits till behandling och utförligt karakteriserats.

Av dessa av v. Post urskilda olika organogena avlagringstyper intressera oss i detta sammanhang särskilt gyttja och dy. Som gyttja betecknar v. Post en i öppet, klart och färglöst vatten utan mullämnen uppkommande bottenavlagring, huvudsakligen bestående av koprogena bildningar (exkrementlämningar). Hela växt-delar av strand- och dyväxter mindre talrika, diatomeer däremot ytterst rikligt förhanden. Entomostraca mindre allmänna. Färgen vanligen både i vått och torrt tillstånd grå.

Till skillnad från gyttjebildningen försiggår dyavlagringen i öppna, av riklig mängd humusämnen brunfärgat vatten. Dyn består liksom gyttjan huvudsakligen av koprogena bildningar, men avviker från denna framför allt genom den ytterst rikliga inblandningen av bruna gytringar av mullämnena. Hela växtdelar saknas nästan alldeles. Entomostraca och Acarider mycket talrika, diatomeer däremot mindre allmänna. Färgen brun till svart.

Med ovannämnda »koprogena bildningar» avser v. Post »av djurträck företrädesvis bildade och därför koprogena förslagsvis benämnda lager». Dessa koprogena bildningar bestå till största delen av multnade eller multnande djur- och växtrester, sammankittade i större eller mindre aggregat, vilka givetvis sedermera åter kunna sönderfalla i finfördelad detritus. Såväl gyttja som dy bestå sålunda till sin huvudsakliga del av grövre eller finare detrituspartiklar. Till skillnad från gyttjan innehåller dyaflagringarna dessutom ytterst rikliga mängder utflockade humuskolloider. I båda aflagringstyperna ingå vidare bottenfälda planktoniska växt- och djurformer; särskilt är gyttjan rik på diatoméskal. Båda bottentyperna kännetecknas slutligen av en riklig järnförekomst, i dyn i form av oxid, i gyttjan i form av sulfur och sulfid. För vidare uppgifter hänvisas till NAUMANN'S framstående och för den moderna limnologien grundläggande arbete »Undersökningar över fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggående gyttje- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten», där bl. a. dessa båda avlagringstyper liksom också den för urbergsområdet särskilt typiska dygyttjan ingående analyserats.

Jämföra vi ovannämnda, huvudsakligen av multnande växt- och djurrester bestående avlagringar från Öresund och södra Östersjön med dessa av HAMPUS v. Post redan 1855 uppställda och karakteriserade organogena sedimenttyper, finna vi en otvetydig överensstämmelse med den limniska sjögyttjan. Liksom denna karakteriseras ifrågavarande marina avlagringar av finfördelad detritus i stor mängd, koprogena bildningar, diatoméer, kitinrester efter döda crustacéer och andra smärre djurformer samt en synnerligen riklig impregnering av svaveljärn.

Botten inom det undersökta området består sålunda i mycket stor utsträckning av gyttja, som för övrigt på mera skyddade ställen, i fördjupningar och hålor på stort djup kan få en mäktighet av ända till ett par meter. Konstaterandet av denna bottentyp och dess vidsträckt utbredning inom området ifråga är av största intresse i faunistiskt-biologiskt hänseende. Vi ha nämligen just häri den naturliga förklaringen till den, i varje fall kvantitativt, oerhört rika bottenfaunan i Sundet. De talrika bottendjuren inom detta havsområde äro nämligen till största delen detritusätare, och gyttjan representerar deras viktigaste föda. Dessa djur livnära sig sålunda av bottenlammet självt. Vore däremot Sundet huvudsakligen täckt av lera, såsom ÖRSTED och efter honom LÖNNBERG, åtminstone delvis, SPEETHMAN, BJÖRK och ELIASSON anse, och sålunda av rent minerogen natur, skulle hela Öresundsfauunan helt enkelt icke kunna existera.

Genom denna allmänt utbredda och i mäktiga lager föreliggande näringsrika gyttja äro sålunda förutsättningar för en rik detritusätande bottenfauna givna. Dessa

detritusätande former möjliggöra i sin tur uppträdandet av karnivor, såväl sedentära som i vattnet fritt levande former.

Vi se alltså, hur hela faunan ytterst baserar på den som näring tjänande detritus. Att näringsförhållandena dock icke ensamt för sig äro bestämmande för faunans sammansättning är ju tydligt. Därvid samverka flera olika faktorer, och denna samverkan bestämmer i sin tur faunans sammansättning i kvalitativt och kvantitativt hänseende. Att näringsförhållandena därvid åtminstone i stort sett äro utslagsgivande, torde emellertid vara otvivelaktigt.

2. Den marina gyttjans morfologi.

När efter vegetationsperiodens slut den marina alg- och *Zostera*-vegetationen dör bort, föras resterna därav av vind, vågor och ström ut på djupare vatten. I

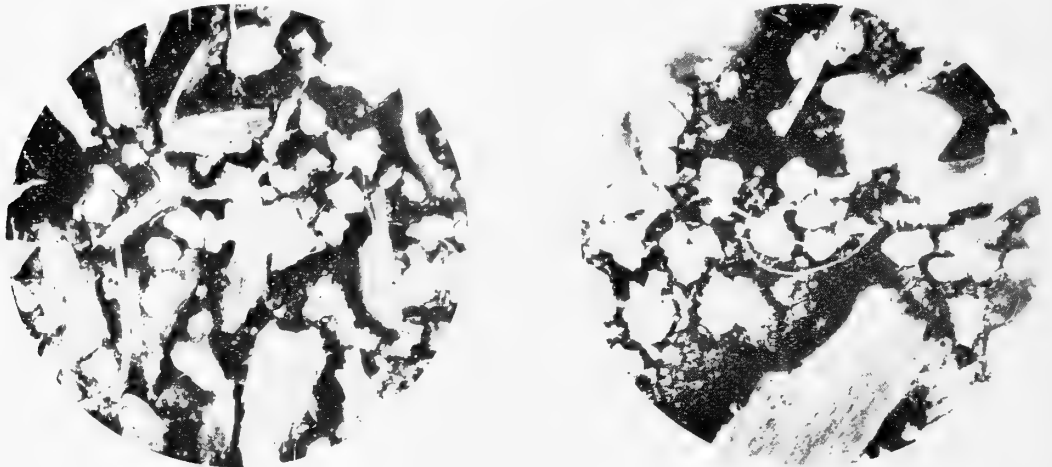


Fig. 15—16.

Siktrest av marin gyttja från norra och mellersta delen av Öresund. *Zostera*-fragment och koprogena bildningar dominera. (8 × 1.)

det på så sätt aurikade nekronet¹ (SERANDER, 1918) inträder sedermera genom bakterieverkan och bottenfaunans verksamhet sönderdelning och förmultning, och nekronet övergår efter hand i en huvudsakligen av finfördelad, strukturlös detritus med inblandade mindre *Zostera*- och algfragment bestående marin gyttja.

Botten i Öresund och södra Östersjön, liksom säkerligen också i övriga kust- och innanhav, täckes till stor del just av en dylik, av riklig detritus karakteriserad gyttja. Tillsamman med ovannämnda detritus och vävnadsfragment träffas också, och särskilt i de övre gyttjelagren, talrika koprogena bildningar, ekskrementklumpar,

¹ Att i terminologiskt hänseende göra en vidare uppdelning härav (jfr SERANDER, 1918), synes mig i detta fall olämpligt, eftersom i ifrågavarande nekronanhopningar havsalger och marina fanerogamer (*Zostera*) förekomma blandade om varandra och båda typerna slutligen resultera i samma avlagringsform, en typisk gyttja, sapropel.

rör och rörfragment, härrörande från den på och i dessa skikt levande bottenfaunan (fig. 15—16). Vad algfragmenten beträffar, äro dessa givetvis större och talrikare i de övre gyttjelagren än i de undre. På det hela taget är vidare också den på grundare vatten, t. ex. i sublitoralen avsatta gyttjan av grövre struktur både i fråga om organogena och minerogena beståndsdelar än den på djupt vatten i elitoralen (pelagiska zonen) bildade.

I den marina gyttjan ingå vidare talrika diatoméer. Av planktoniska former märkas särskilt *Coscinodiscus*- och *Melosira*-arter. Övriga planktoniska former äro till sin natur mindre resistent och sökas i allmänhet förgäves i gyttjelagren. Dessutom förekomma emellertid åtskilliga litorala och sublitorala former, däribland en stor del epifyter, som med värdväxterna drivit ut till havs. Av dylika, från ringare djup härrörande diatoméer märkas: *Navicula*-arter, särskilt *N. didyma* i hela exemplar och fragment, vidare *Rhoicosphenia curvata*, *Achnanthes longipes*, *Cocconeis scutellum*, *Epithemia turgida*, *Synedra affinis*, *Rhabdonema arcuatum*, *Nitzschia*-spp.

Av fytogena bildningar med alloktont ursprung träffas både i Sundet och Östersjön pollenkorn av *Pinus silvestris*, särskilt i gyttjebildningslagrets övre del.

I den marina gyttjan ingå vidare åtskilliga beståndsdelar av zoogen art. Synnerligen vanliga äro spongienålar av olika slag, dels hela, dels i fragment (pl. II fig. 6). I södra Östersjön på stort djup utgör *Bosmina maritima* (fig. 17; pl. II fig. 5) ett karakteristiskt inslag i bottengyttjan («*Bosmina*-Schlamm», APSTEIN, 1916). Samma art förekommer även i Öresund, ehuru där mindre talrikt. Även rester av copepoder och högre crustaceer träffas spridda här och där. Vidare finner man allmänt epidermisfragment av musslor, samt skal- och skalrester av samma djur. Dessa skalanhopningar kunna stundom bli så rikliga, att de helt sätta sin prägel på botten i fråga (fig. 18). På vissa håll, särskilt i södra delen av det undersökta området, finner man i gyttjan rikliga mängder av tomma ägg-höljen av kitin (jfr APSTEIN, l. c.). Slutligen förekomma här och var på botten benrester av fiskar och andra marina vertebrater.

Av minerogena beståndsdelar träffas i gyttjan inom det undersökta området allestädes inblandade fina kvartskorn samt pyrit (fig. 17, 19—22; pl. II fig. 4 och 6).

Utom ovannämnda, i huvudsak autoktona element ingå också, särskilt vad Öresund beträffar, rikliga mängder avfallsprodukter av allehanda slag från städer, industrianläggningar etc. Dylika ämnen tillföras naturligtvis botten över Östersjö-



Fig. 17.

Bosmina maritima. Skalfragment med pyritinlagring. Södra Östersjön. 79 m. djup. (140 × 1.)

området i dess helhet, men måste tydligen i en dylik trång farled som Öresund bli av avsevärt större betydelse än ute i öppna havet.

Enbart från Köpenhamn och Malmö utförs i Sundet kloak- och avfallsvatten i så oerhörd mängd, att torrsubstansen av däri ingående avfallsämnen lågt räknat pr år uppgår till i runt tal 36 000 000 kg., varaf c:a $\frac{1}{3}$ sedimenterar och $\frac{2}{3}$ äro lösliga. En dylik intensiv och oupphörligt fortgående förorening måste givetvis vara av stort inflytande såväl på bottenbeskaffenheten som på den inom området existerande växt- och djurvärlden.

Såsom förut framhållits (Sjöstedt, 1922) torde en näringsanrikning i dylik utsträckning för vissa marina växt- och djurarter verka i hög grad gynnsamt.

För andra, och hit höra de flesta marina former, verkar däremot en näringsanrikning av detta slag i allra högsta grad ogynnsamt. Dessa senare former äro i allmänhet ej fysiologiskt inställda för en miljö av dylik näringshalt utan fordra för sin existens ett renare medium. En dylik överanrikning av botten och vattnet av lösliga och olösliga, i hög grad näringshaltiga, särskilt kväve- och fosforrika ämnen, måste på grund härav nödvändigtvis resultera i en kvantitativt rik men kvalitativt fattig fauna och flora. Detta är också förhållandet i Öresund, och jag är för egen del övertygad om, att den kvalitativa utarmning, som är utmärkande för djur- och växtvärlden därstädes, framför allt betingas av Sundsvattnets starkt eutrofa beskaffenhet. Vad särskilt den i mellersta de-



Fig. 18.

Siktrest av skalgyttja från Öresund. Skalfragment av musslor, särskilt *Mytilus*, dominerande. (8 × 1.)

len av Sundet, strax söder om Hven föreliggande starka och helt plötsligt inträdande kvalitativa minskningen beträffar, torde denna med all säkerhet i väsentlig grad vara beroende på ovannämnda intensiva förorening av havsbotten och havsvattnet genom de rikliga avfallsprodukterna från Köpenhamn och Malmö.

Till de alloktona beståndsdelarna i gyttjan må även räknas de rikliga mängder humusämnen, som med floderna årligen tillföras Östersjövattnet (jfr Aschan, 1906), och som säkerligen också äro av stor betydelse för bottenbeskaffenheten och den detritusätande bottenfaunan. Till de alloktona komponenterna höra slutligen också från fartygen utkastade slagg- och stenkolsstycken, vilka stundom, vid rikligare förekomst, t. ex. i norra delen av Sundet, torde kunna bli av en viss ekologisk betydelse som substrat för vissa alger och smådjur, som eljes icke skulle kunnat existera på den lösa gyttjebotten.

3. Gyttjebotten i stratigrafiskt hänseende.

När de på botten hopade alg- och *Zostera*-massorna efter hand sönderdelas och förmultna, uppstår genom äggvitenedbrytning och sulfatreduktion svavelväte i riklig mängd. Svavelvätet förenar sig med det av algerna under livstiden och även sedermera i rikt mått utfällda järnet¹. Därvid bildas järnsulfur, som sedermera delvis övergår till pyrit. Jfr. fig. 17, 19—22; pl. II, fig. 4 och 6. Båda dessa svaveljärnbildningar äro synnerligen karakteristiska för gyttjan både inom marina och limniska området (BEHRENS, 1873, ANDRÉE, 1911, POTONIE, 1907, NAUMANN, 1919). Järnet kan emellertid i gyttjans ytliga, för det syrehaltiga vattnet utsatta skikt även föreligga i form av oxid. Allt efter dessa järnets olika förekomstsätt samt de i gyttjan ingående komponenternas beskaffenhet kan man inom den marina gyttjan liksom inom den limniska (NAUMANN, 1917 a) särskilja olika, *kemiskt-biologiskt betingade zoner*, vilka jag, i huvudsak anslutande mig till den Naumannska terminologin (1917, 1920—21) skulle vilja beteckna på följande sätt:

1. *Gyttjebildningslagret*, med ett ytligt *kontaktskikt*.
2. *Egentliga gyttjebotten* med nutidsgyttja och därunder stundom en djupgyttja av äldre datum.
3. *Grunden*, underst, bestående av lera, sand eller sten.

Gyttjebildningslagrets ytliga skikt, kontaktskiktet, »the upper most brown layer» (PETERSEN, 1911) består till övervägande del av finfördelad organisk detritus, vidare vävnadsfragment, plankton av olika slag, samt koprogena bildningar. Pl. I, fig. 2; pl. II, fig. 3. Mängden organisk substans är i detta skikt större än i de därunder liggande (PETERSEN, 1911).

Färgen är brunaktig, huvudsakligen till följd av järnets förekomst i oxidform. Kontaktskiktet har vanligen en mäktighet av 2—4 mm. På enstaka ställen i mellersta delen av Sundet, där botten är mer än vanligt förorenad genom avfallsprodukter av alloktont ursprung (jfr. ovan) och förruttnelsen på grund därav ytterst intensiv, täckes bottenytan av svavelbakterier. Även kontaktskiktet är här utsatt för stark sönderdelning och svart av järnsulfur.

Den under kontaktskiktet liggande övriga delen av gyttjebildningslagret är grå till färgen, rik på detritus och vävnadsrester av multnande *Zostera* och havsalger, särskilt brunalger såsom *Fucus*, *Laminaria* etc. Syretillgången är här försvårad, möjligen redan helt avstängd (jfr ALSTERBERG, 1922, p. 18), förmultningen mera intensiv, varför H₂S- och järnsulfurbildning inträder. En stor del av de i ytskiktet i riklig mängd föreliggande planktonorganismerna äro här upplösta. Koprogena bildningar, exkrementklumpar, rör och rörfragment rikligt förhanden. FeS och FeS₂ ävenledes ganska rikligt föreliggande.

Under detta gråfärgade gyttjebildningslager vidtager den egentliga färdigbildade gyttjan. Pl. II, fig. 4 och 6. Detritusmängden är här mycket stor. Större

¹ Om järnutfällning på havsalger se SJÖSTEDT, 1921.

delen av de i förutnämnda lager rikligt förekommande koprogena bildningarna ha här ånyo sönderfallit i finfördelad detritusform. Syretillgången fullständigt avstängd. Vävnadsfragmenten till större delen sönderdelade, endast mindre rester av mera resistenta vävnadstyper, särskilt *Zostera*, kvarstå. Pyrit- och järnsulfurhalten synnerligen stor. Under gyttjelagret följer sedan grunden, bestående av lera, sand eller sten.

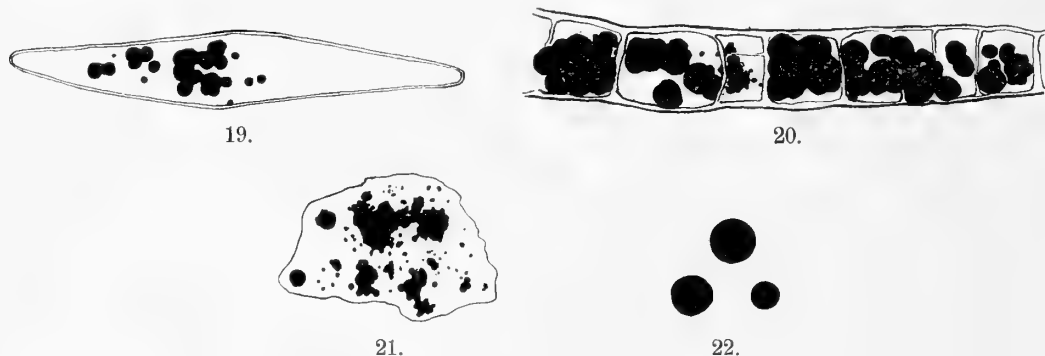


Fig. 19—22.

Pyritbildning. — Fig. 19—20, intracellulär pyritinlagring; fig. 19, *Pleurosigma*, Öresund, gyttjebildningslagret; fig. 20, *Sphacelaria racemosa* f. *notata* AG., södra Östersjön, gyttjelagret; fig. 21, pyritutfällning på kitinfragment; fig. 22, i gyttjan frittliggande pyritkuler, sannolikt ursprungligen intracellulära, Öresund. (370 × 1.)

Gyttjelagret är i sin helhet svartgrått till svart, med omväxlande ljusare och mörkare zoner. Dessa skikt kunna vara av varierande tjocklek, från 0,5 mm. till 1 cm. eller mer. Stundom äro de mycket tydligt avsatta, stundom helt diffusa. På grundare vatten synas de ofta alldeles saknas, vilket sannolikt torde sammanhänga med den rikare bottenfaunans mera intensiva bearbetning därstädes. På de större djupen, särskilt i Östersjön, är skiktningen mycket tydlig. Se pl. II, fig. 7. De mörkare skikten äro rika på järnsulfur, pyritkonkretioner, växtfragment samt epifytiska diatoméer, de ljusare däremot fattigare på dessa bildningar. I såväl de ljusa som mörka skikten ingå fina kvartskorn samt planktonorganismer, särskilt *Coscinodiscus*. Det synes mig på grund härav antagligt, att denna, hela gyttjeprofilen genomgående skiktning är att betrakta som en biologiskt betingad årsskiktning, sammanhängande med den högre alg- och *Zostera*-vegetationens periodiska bortdöende, förmultning och utsvämning med havsströmnarna till bottenens djupare liggande partier. Ofta kan man inom dessa grövre skikt urskilja även finare, mera diffusa stråk, vilka sannolikt torde vara att tillskriva skiftande havsströmmars olika sedimentering.

Den skiktning, som i fråga om recenta, marina avlagringar hittills varit känd, är uteslutande av kemisk art (PHILIPPI, 1908, 1912). En skiktning av ovan beskrivna typ har däremot hittills icke iakttagits inom marina området. Från sötvattnet är den däremot känd, ehuru i endast ett enda fall, nämligen Zürichsjön, genom NIKOV'S (1920) undersökningar över bottenbeskaffenheten därstädes.

Ännu en skiktningstyp kan emellertid inom den marina gyttjan urskiljas. Har lodet nått tillräckligt djup, visar sig nämligen stundom undre delen av egentliga gyttjelagret i sin helhet ljusare än övre delen av samma lager. Även med hänsyn till mikrostrukturen finnas vissa skiljaktigheter mellan dessa båda zoner. De i övre zonen föreliggande kiselalgerna överensstämma med den nutida diatoméfloran inom området i fråga. Diatoméerna i undre gyttjezonen utgöras däremot delvis av andra former, som numera ej träffas inom området utan tillhöra bottenavlagringar från äldre geologisk tid. Man kan sålunda inom det egentliga gyttjelagret särskilja en övre, mörkare zon av nutidsgyttja och en undre, ljusare, i mineraliseringshänseende längre hunnen zon av djupgyttja av äldre datum. — En geologisk lagerföljd av sistnämnda beskaffenhet har i fråga om de marina bottenavlagringarna tidigare konstaterats av MUNTHE (1894), under den svenska hydrografiska expeditionen 1877.

* * *

Gyttjan representerar som nämnt den i Sundet och södra Östersjön allmännast utbredda bottentypen. Överallt, där ström och vågrörelse ej lägga hinder i vägen för sedimentering av multnande alg- och *Zostera*-rester, fyto- och zooplankton samt övriga sönderdelningsprodukter av organiskt och oorganiskt ursprung, uppstår en gyttjebildning och gyttjebotten av ovan beskrivna typ. Den huvudsakliga gyttjebildningen träffas sålunda först på djupare vatten, i allmänhet först under 10 à 15 m. Beträffande gyttjans utbredning i Sundet hänvisas till kartan i ÖRSTEDS ovan citerade avhandling (1844), där den bottentyp, som här beskrivits som gyttja, går under beteckningen regio argillacea.

Föreliggande meddelande är, som redan av titeln framgår, endast avsett som en allmän orientering över bottenförhållandena inom det undersökta området. En utförligare beskrivning över den marina gyttjan, dess olika variationstyper, skiktningförhållanden m. m., kommer sedermera att lämnas.

Undersökningen i fråga har till huvudsaklig del utförts på Fysiografiska Sällskapets undersökningsbåt, och jag ber med anledning härav till Professor Dr. H. WALLENGREN få uttala mitt värdsamma tack.

Eine Orientierung über die Bodenverhältnisse im Öresund und in der südlichen Ostsee.

Zusammenfassung.

Aus früheren Untersuchungen innerhalb des limnischen und marinen Gebietes geht die grosse Bedeutung der Bodenverhältnisse für die Zusammensetzung und Verteilung der Fauna und übrigens auch der Flora deutlich hervor. Eine genaue Kenntnis der Bodenbeschaffenheit und Bodenverhältnisse in morphologischer und chemisch-biologischer Hinsicht ist also eine durchaus notwendige Voraussetzung einer richtigen Auffassung der Ökologie einer innerhalb eines gewissen Gebietes existierenden Fauna. Für eine derartige Kenntnis wird aber zuallererst eine einheitliche Terminologie erfordert. Eine solche giebt es aber das marine Gebiet betreffend bisher nicht. Es sind besonders einige Bodentypen, die seit lange Gegenstand eines Missverständnisses und einer Verwechslung gewesen sind. Ganz besonders gilt dies von dem marinen Tonboden und in noch höherem Grade von dem, was ich hier als die marine Gyttda bezeichnet habe. In der hydrographischen Literatur liegen darüber die verschiedenartigsten Benennungen vor, in der Regel ohne nähere morphologische Charakterisierung, infolgedessen es oft sehr schwer zu entscheiden ist, was in jedem Falle beabsichtigt wird. Eine nähere Klarstellung dieser bodenbiologischen Verhältnisse mag also nicht unnötig erscheinen.

Im Öresund und in der südlichen Ostsee können rücksichtlich der Bodenbeschaffenheit folgende Haupttype unterschieden werden:

1. **Felsenboden:** Zusammenhängende Felsen; reiche Vegetation (bei hinlänglichem Licht), lokale Gyttdaebildung in Höhlen und Vertiefungen.
2. **Blockboden:** In bodenbiologischer Hinsicht dem Felsenboden ähnelnd. Von grossen Blöcken (Durchm. 25 cm. >) gebildet; Gyttdaebildung den zahlreicheren, vor dem Strom geschützten Vertiefungen zufolge in der Regel allgemeiner verbreitet als im vorigen Bodentypus.
3. **Klapperboden:** Von kantigen oder runden, zuweilen abgeplatteten kleineren Steinen (Durchm. ca. 25 cm.—1 cm.) gebildet. Im Litoral allgemein, doch auch in grösserer Tiefe vorkommend. Übergangsformen zwischen diesem und folgenden Typen viel vorkommend.
4. **Kiesboden:** Körnergrösse von ca. 1 cm.³—2 mm.³ variierend. Vegetation dem Mangel eines festen Substrates zufolge sehr arm.
5. **Sandboden:** Hauptsächlich aus feinen Quarzkörnern von einer Grösse bis ca. 1(—2) mm³ bestehend. Ausserdem eingemischt einzelne Körner von Feldspat, Glimmer und Hornblende. Höhere Algenvegetation gänzlich fehlend. Die *Zostera*-, *Ruppia*- und *Potamogeton*-Vegetation, die beiden letzten in der Strandregion, aber oft reich entwickelt. — Der Sandboden zeigt gewöhnlich eine Schichtung chemisch-biologischer Art in eine obere, hellere, von Fe₂O₃ gelbbraune Oberflächenschicht, ca. 0,5 cm. in der Dicke, und eine untere, dunklere, grauweisse, auf nahrungsreichen Boden bisweilen schwarzgraue, H₂S- und

FeS-haltigen *Tiefenschicht* (Reduktionsschicht). Die Oberflächenschicht ist an staubfeinem, bräunlichem Detritus nebst Diatomeen sehr reich. In der Strandregion gibt es auf dem Sande eine spezifische Diatomé- und Cyanophycéflora, die als Bindemittel des Sandes von grosser Bedeutung ist. In der Tiefenschicht herrscht O₂-Mangel, infolgedessen eine Zersetzung der im Sande eingemengten organischen Stoffe zu stande kommt; eine Entwicklung von H₂S wird hiervon die Folge und das Eisen geht in Schwefelverbindungen, die die dunklere Farbe der Tiefenschicht verursachen, über.

6. **Tonboden:** Zu grössten Teil von Aluminiumsilikat in äusserst feinverteilter Form gebildet (Pl. I, Fig. 1) und wie der vorige Bodentypus von *minerogener Natur*. Einmischung von CaCO₃ und Fe₂O₃. Je nach dem Eisenoxyd Gehalt liegen verschiedene Farbnuancen wie hellgrau, gelbbraun, rotbraun und braun vor. Die Konsistenz zäh und formbar, alles Eigenschaften, die diesen Bodentypus von dem nächstfolgenden gut unterscheiden.

7. **Gyttjeboden**¹: Im Unterschied von dem Tonboden hauptsächlich aus organischen Zersetzungsresten von Pflanzen und Tieren gebildet und also *organogener Natur*. Die in der marinen Gytjtja am häufigsten vorkommenden Bestandteile können in folgender Weise gruppiert werden:

I. Autochthone Komponenten.

A. Organogener Natur.

1. *Phytogene*:

- a) Größere Gewebefragmente von Meeresalgen und marinen Phanerogamen, vor allem *Zostera*. Fig. 15—16 (Siebrest).
- b) Phytoplankton, an den Küsten von Schonen besonders *Coscinodiscus* und *Melosira*. Pl. II, Fig. 3 u. 6.
- c) Verschiedene, ursprünglich epiphytische Diatomeen, die nach der Zersetzung der Wirtspflanze dank ihrer mehr resistenten Natur (Kieselstruktur etc.) zurückbleiben. (Die in der Bodengyttja des untersuchten Gebietes am häufigsten vorkommenden Diatomeen ursprünglich epiphytischer Natur betreffend s. S. 15.)
- d) Feinverteilter, strukturloser, organischer Detritus, hauptsächlich vegetabilischen Ursprungs (zersetzte Algen, *Zostera*-blätter und Planktonorganismen). Von grösster Bedeutung in der Gytjtja der Küstenmeere. Pl. II, Fig. 2—6.

2. *Zoogene*:

- a) Spongienadeln verschiedener Art, zum Teil in Bruchstücken (Pl. II, Fig. 6).
- b) Schalenreste von Crustaceen, besonders *Bosmina maritima* (Fig. 17, Pl. II, Fig. 5) [*Bosmina*-Schlamm, APSTEIN (1916)].
- c) Epidermisfragmenten von Muscheln.
- d) Schalen und Schalenreste von denselben Tieren. — Diese Schalenanhäufungen können bisweilen so reichlich werden, dass sie dem fraglichen Boden ganz ihr Gepräge aufdrücken. Fig. 18 (Siebrest von Schalengyttja, Öresund).
- e) Leere Eihüllen von Kitin.
- f) Skelettreste von Fischen und anderen marinen Vertebraten.
- g) Koprogene Bildungen (Kotballen, Röhre und Röhrenfragmente der Bodentiere). Pl. I, Fig. 2.

B. Minerogener Natur.

- a) Pyrit (Fig. 17, 19—22, Pl. II, Fig. 4 und 6).
- b) Feine Sandkörner.

¹ Von HAMPUS VON POST (1855) zum ersten Mal charakterisiert und in die limnologische Terminologie eingeführt.

II. Allochthone Komponenten.

A. Organogener Natur.

- a) Pollenkörner von *Pinus silvestris*.
- b) Humusstoffe, die mit den Flüssen ins Meer ausgeführt werden. (Vgl. ASCHAN, 1906.) — Von grosser Bedeutung für die Ostsee und die detritus-fressende Ostseefauna.
- c) Abfallprodukte verschiedener Art¹, die von Städten und Industrieanlagen etc. ins Meer hinausgeleitet werden.

B. Minerogener Natur.

- a) Ton und Sand von den Flüssen.
- b) Schlacken- und Steinkohlenstücke von Schiffen hinausgeworfen. — Bisweilen von einer gewissen ökologischen Bedeutung als festes Substrat für gewisse Algen und Tierchen, die sonst nicht auf den losen Gyttyeboden existieren könnten.

Die Bodengyttja im Öresund und in der Ostsee wie sicher auch in anderen Küsten- und Binnenmeeren wird in quantitativer Hinsicht vor allen Dingen durch eine reichliche Menge von Detritus charakterisiert, d. h. feinzerteilte, strukturlose, organische Substanz, hauptsächlich von der litoralen und sublitoralen Algen- und *Zostera*-Vegetation herrührend, die nach dem Ende der Vegetationsperiode in tieferes Wasser hinaustransportiert, da abgelagert und durch die Tätigkeit der Bakterien und der Bodenfauna zersetzt wird. In diesem Detritus, und zwar in den oberen Lagen der Gyttyja, sind zahlreiche, kleinere Algen und *Zostera* Bruchstücke nebst koprogenen Bildungen, d. h. Kotballen, Röhre und Röhrenresten der Bodenfauna eingemischt. Hinsichtlich der Feinheit des Materials ist die in seichterem Wasser, z. B. in dem Sublitoral abgesetzte Gyttyja von gröberer Struktur sowohl bei organogenen als minerogenen Bestandteilen als die in tieferem Wasser, in dem Elitoral, gebildete.

Infolge von Zersetzung und Vermoderung der auf den Boden gehäuften Algen- und *Zostera*-Massen entsteht durch Eiweiss-Spaltung und Sulfatreduktion Schwefelwasserstoff in reichlicher Menge. Der Schwefelwasserstoff verbindet sich mit dem auf den Algen in reicher Masse niedergeschlagenen Eisen (SJÖSTEDT, 1921). Es entsteht so Eisensulfid, das nachher zum Teil in Pyrit übergeht. Diese zwei Schwefeleisenverbindungen sind für die marine wie die limnische Gyttyja besonders charakteristisch. In der oberflächlichen, dem O₂-haltigen Wasser ausgesetzten Schicht der Gyttyja liegt aber das Eisen in der Regel als Oxyd bzw. Oxydhydrat vor. Je nach diesem verschiedenen Vorkommen des Eisens und der verschiedenen Beschaffenheit der die Gyttyja konstituierenden Komponenten sind in der marine Gyttyja folgende *chemisch-biologisch bedingte Zonen* zu unterscheiden:

1. *Die Gyttyjebildungslage* mit einer oberflächlichen *Kontaktschicht*.
2. *Die eigentliche Gyttyjelage* mit rezenter Gyttyja und bisweilen Tiefengyttyja von älterem Datum.
3. *Der Grund*, zuunterst, aus Ton, Sand oder Stein bestehend.

Die Kontaktschicht (Pl. I, Fig. 2, Pl. II, Fig. 3) besteht zum überwiegenden Teil aus feinzerteilten, organischem Detritus, ferner Gewebefragmenten, Plankton verschiedener Art nebst koprogenen Bildungen. Die Menge organischer Substanz in dieser Schicht grösser als in den darunter liegenden. Die Farbe bräunlich, besonders dem Vorkommen von Eisen als Oxyd zufolge.

Der übrige unter der Kontaktschicht liegende Teil der Gyttyjebildungslage ist in der Farbe grau, an Detritus und Gewebefragmenten von vermodernden *Zostera* und Meeresalgen reich. Die Sauerstoffversorgung erschwert oder ganz abgeschlossen. Die Vermoderung intensiver, infolge wovon Bildung von H₂S und FeS eintritt. Die Planktonorganismen grossenteils zersetzt. Koprogene Bildungen reichlich vorhanden. FeS und FeS₂ auch reichlich vorliegend.

¹ Zum Teil auch minerogener Natur.

Unter der Gyttejebildungslage setzt die eigentliche Gytjtja ein (Pl. II, Fig. 4—6). Die Menge von Detritus hier sehr gross. Der grössere Teil der in vorgenannter Lage reichlich vorkommenden koprogenen Bildungen in feinverteilte Detritusform wieder zerfallen. Sauerstoffversorgung ganz abgeschlossen. Die Gewebefragmente grösstenteils zerfällt. Der FeS_2 - und FeS -Gehalt sehr gross.

Die Gytjelage ist im ganzen schwarz bis schwarzgrau mit abwechselnden lichterem und dunkleren Zonen, von einer Mächtigkeit von 0,5—1 cm. oder mehr, bisweilen sehr deutlich hervortretend, bisweilen ganz diffus. Die Schichtung ist in grösseren Tiefen am deutlichsten (Pl. II, Fig. 7), im seichteren Wasser aber mehr diffus oder ganz fehlend, was wahrscheinlich von der reicheren Bodenfauna dort abhängig sein mag. Letztgenannte, das ganze Profil durchlaufende Zonierung wird wahrscheinlich als eine biologisch bedingte Jahresschichtung mit dem periodischen Absterben der höheren Algen- und *Zostera*-Vegetation, deren Zersetzung und Ausschwemmen mit den Meeresströmungen nach tiefer liegenden Gebieten des Meeresgrundes zusammenhängend anzusehen sein. Innerhalb dieser grösseren Schichten ist oft auch eine feinere, mehr diffuse Schichtung zu beobachten, die mutmasslich verschiedener Sedimentierung wechselnder Meeresströmungen zuzuschreiben ist. Endlich kann man innerhalb der eigentlichen Gytjelage bisweilen auch eine geologische Schichtung (MUNTHE, 1894) in eine obere, dunklere Zone von rezenter Gytjtja und eine untere, rücksichtlich der Mineralisierung weiter vorgeschrittene Zone von Tiefengytjtja aus vergangener Zeit herrührend, unterscheiden.

Die Konstatierung der fraglichen, detritusreichen, marinen Gytjtja und ihre weite Verbreitung ist von grösstem Interesse in faunistisch-biologischer Hinsicht. Wir haben nämlich eben hierin die natürliche Erklärung der, jedenfalls rücksichtlich der Quantität, sehr reichen Bodenfauna im Öresund. Die zahlreichen Bodentiere dort sind nämlich grösstenteils detritusfressend, und die Gytjtja bzw. der sedimentierende Detritus bildet ihre wichtigste Nahrung. Diese detritusfressenden Formen ermöglichen ihrerseits das Auftreten von Carnivoren, sowohl auf dem Boden festsitzenden als im Wasser freilebenden Formen. Wir sehen also, wie die ganze Fauna zuletzt auf dem als Nahrung dienenden Detritus basiert. Dass jedoch die Nahrungsverhältnisse für die Zusammensetzung der Fauna nicht allein bestimmend sind ist ja klar. Dabei wirken verschiedene Faktoren zusammen, und dieses Zusammenwirken bestimmt so die Zusammensetzung der Fauna in qualitativer und quantitativer Hinsicht. Dass die Nahrungsverhältnisse dabei aber, wenigstens im grossen und ganzen ausschlaggebend sind, wird indessen unzweifelhaft sein.

Was die allochthonen Abfallprodukte betrifft, die von Städten und Industrieanlagen ins Meer hinausgeleitet werden, so werden diese gewiss und zwar in einer so engen Meeresstrasse wie Öresund von grosser Bedeutung sein. Allein von Kopenhagen und Malmö wird Kloaken- und Abfallwasser in Öresund in so ungeheurer Menge hinausgeführt, dass die Trockensubstanz darin eingehender Abfallstoffe niedrig gerechnet jährlich nicht weniger als 36.000.000 kg. beträgt, eine Nahrungsbereicherung die sicherlich von grossem Einfluss sowohl auf die Bodenbeschaffenheit als auf die da existierende Pflanzen- und Tierwelt sein muss. Für gewisse marine Pflanzen- und Tierformen scheint eine derartige Nahrungsbereicherung sehr günstig zu wirken, für andere — und hierher gehören die meisten marinen Formen — aber im höchsten Grade ungünstig. Diese späteren Formen sind im allgemeinen zu einem derartigen nahrungsreichen Milieu physiologisch nicht gestimmt sondern fordern für ihre Existenz ein reineres Medium. Eine derartige, ausserordentliche Nahrungsbereicherung des Meeresgrundes und Meerwassers von in hohem Grade nahrungshaltigen und zwar stickstoff- und phosphorreichen Stoffen muss also infolgedessen notwendig zu einer in quantitativer Hinsicht reichen, in qualitativer Hinsicht aber armen Fauna und Flora führen. Es ist dies auch das Verhältnis im Öresund, und ich bin davon überzeugt, dass die qualitative Verarmung, die für die Pflanzen- und Tierwelt dort bezeichnend ist, vor allen Dingen von der eutrophen Beschaffenheit des Sundwassers bedingt ist. Was besonders die im mittelsten Teil des Sundes, dicht südlich von Hven, vorliegende starke und ganz plötzlich eintretende, qualitative Verarmung betrifft,

wird diese in wesentlichem Grade von obenerwähnter, intensiver Verunreinigung des Meerwassers und Meeresgrundes durch die reichen Abfallprodukte von Kopenhagen und Malmö abhängig sein.

* * *

Die Apparate, die bei der Untersuchung gebraucht worden sind, sind die folgenden:

Die Bodenharpune. Dieser zuerst konstruierte Apparat (Fig. 1) besteht aus einem oberen Kappen- und einem unteren Röhrenteil. Der letztere ist aus einer 0,5 m. langen Messingröhre (innere Diam. 26 mm.) aufgebaut, die unten durch einen gehärteten, verzinneten Stahlbeschlag geschützt wird (Fig. 2 a). In diesen Stahlring ist eine Kautschukpackung (Fig. 2 d) eingelegt, gegen welche die untere Mündung der Schlammröhre (Fig. 2 c) stösst. Der obere Teil des Apparates, die Kappe (Fig. 4), besteht ebenfalls aus einer Messingröhre, im Umfang dem Durchmesser der Lotröhre angepasst. Für die obere Mündung der Schlammröhre ist etwa in der Mitte der Kappe auf die Innenseite eine andere Kautschukpackung, die in der Mitte der Kappe einen breiten Ring von Messing (Fig. 3 b) mit einwärts gebogenen oberem Rande liegt, festgeschraubt. Durch die beiden Kautschukpackungen, deren Abstand genau der Länge der Schlammröhre (0,5 m.) entspricht, wird ein völlig luft- und wasserdichtes Schliessen der Schlammröhre von der äusseren Röhre her erreicht. Die Schlammröhre ist also nur in ihrem unteren Ende ganz offen. Oben wird der Durchgang durch das gegen die obere Kautschukpackung schliessende Ventil (Fig. 3) reguliert. Das Ventil besteht aus einem Messingkegel (Fig. 5 e) mit eingeschraubtem Metallstab (Fig. 5 b). Dieser Stab reicht durch den Oberteil der Kappe hinauf (Fig. 4 u. 5) und ist in der Spitze mit einer kreisrunden Scheibe (Fig. 5 a) versehen. Wenn das Lot ins Wasser geworfen wird, wird der Ventilkegel, teils durch den inneren Wasserdruck durch die Schlammröhre, teils durch den äusseren Druck des Wassers gegen die Unterseite der Ventilscheibe in die Höhe gedrückt. Wenn das Lot den Boden erreicht hat, hört der Druck auf, und das Ventil wird durch eigene Schwere und durch die zwischen dem Ventilkegel und dem Oberteil der Kappe sitzende Spiralfeder (Fig. 5 d) in die Kautschukpackung (Fig. 3 c), die wie erwähnt ihrerseits gegen das obere Ende der Schlammröhre luftdicht schliesst, wieder hinabgedrückt. Wenn der Lotapparat dann aufgeholt wird, folgt, dank dem unter dem Ventilkegel entstehenden, negativen Drucke, auch die in der Innenröhre befindliche Schlammssäule mit.

Der Oberteil der Kappe (Fig. 5 c) kann abgenommen werden und ist durch zwei Seitenschrauben (Fig. 4—6) befestigt. Um diese Schrauben herum bewegt sich auch der Bügel (Fig. 4), der oben mit einem starken, leicht drehbaren Haken für die Lotleine versehen ist. — Durch vier, auf der Seite der Kappenröhre ausgebohrte Löcher (Fig. 6) ist freier Ablauf für das bei der Sondierung durch die Schlammröhre hervorströmende Wasser hergestellt. — Durch eine Schliessvorrichtung, aus zwei inneren Zapfen (Fig. 3 f), die in zwei Einschnitten (Fig. 7) in das obere Ende des Röhrenteils passen, bestehend, kann die Kappe vermittelst einer einfachen Drehung leicht abgenommen und aufgesetzt werden. Als Sicherheitsvorrichtung dient zugleich die der Aussenseite der Kappe angebrachte Messingfeder (Fig. 6 b), die auf ihrer inneren Seite mit einem kurzen Zapfen versehen ist, welcher in ein dazu ausgebohrtes Loch dicht unter dem einen Seiteneinschnitt passt (Fig. 7).

Auf der Mitte der Röhre ist ein Bleikegel angelötet (Fig. 1). Oberhalb dieses können je nach Tiefe und Bodenbeschaffenheit weitere Bleigewichte angebracht werden. Durch das Anbringen des Gewichtes auf der Mitte der Röhre wie auch durch die vier schwach gedrehten Flügel in dem oberen Teil des Apparates wird *ein ganz vertikales Hinabdringen* des Lotapparates in den Meeresgrund erreicht. Die Flügel, deren Drehung nicht zu gross sein darf, bewirken ferner auch eine schwache Rotation (ca. eine Umdrehung auf 5 m.), wodurch der Apparat leichter in das Substrat hinabdringt. — Als Schlammröhre sind in geringerer Tiefe und auf lockerem Grunde halbmeterlange Röhren von Dampfkesselglas (Dicke 3 mm., innerer Durchm. 18 mm.) gebraucht worden. Bei

Lotung in grösserer Tiefe und auf härterem Grunde sind die Glasröhren durch inwendig verzinnte Messingröhren ersetzt.

Das Stosslot. Dieser Apparat (Fig. 8) unterscheidet sich von dem vorigen hauptsächlich darin, dass das über dem angelöteten Bleikegel auf der Mitte der Lotröhre befindliche Bleigewicht durch Ketten und Stäbe, wie von Fig. 9—10 hervorgeht, mit der Lotleine verbunden und dem oberen Teil der Lotröhre entlang beweglich ist. *Nachdem das geworfene Lot in den Meeresgrund hineingedrungen ist, kann also durch Heben und Senken der Lotleine und des darin befestigten, ca. 15 kg. schweren Bleigewichtes, durch kurze, kräftige Stösse das Hinabtreiben des Profillotes in die gewünschte Tiefe fortgesetzt werden.* — Als Lotröhre ist hier eine in- und auswendig galvanisierte Stahlröhre mit innerem Durchmesser von 26,5 mm. gebraucht worden. Die Länge der Schlammröhre 1 m., innerer Durchm. 23 mm., äusserer 25,5 mm. Der Bügel ist fest und mit einer schmalen, horizontalen, in den Enden durchbohrten Stahlscheibe als Steuervorrichtung des Bleigewichtes versehen. Vgl. Fig. 9—10. Die Ventilvorrichtung ist auf diesem Apparat etwas verändert worden. Ihre Konstruktion wird aus Fig. 11—12 hervorgehen.

Herausnehmen und weitere Behandlung des Schlammprofiles. Nachdem das Lot aufgeholt worden ist, wird ein Kork in die untere Mündung der Schlammröhre hineingeführt. Der Apparat wird dann auseinandergenommen, die gefüllte Schlammröhre herausgehoben und eine neue hereingesetzt. Durch einen in die Schlammröhre von unten eingeführten Kolben wird der Kork und die darauf ruhende Schlammsäule dann in die Höhe gedrückt, wobei das überflüssige Wasser abfließt. Um Wegspülen der oberflächlichen Schicht des Profiles zu verhindern, wird die Schlammröhre mit einem kleinen Stück kleinmaschiger Müller-Gaze überdeckt, die das Wasser zu passieren hat. Dann wird auch die obere Mündung der Schlammröhre geschlossen, und die Röhre wird für weitere Untersuchung an Land beiseite gestellt.

Bei der Laboratoriumuntersuchung wird die Schlammsäule von unten aus der Röhre auf dickes Filtrierpapier vorsichtig hinausgedrückt. Nachdem die Feuchtigkeit grösserenteils von dem Papier aufgesaugt worden ist, wird vermittelst hart neben einander gelegter, dünner Glasscheiben — für kürzere Profile Objektgläser — das Profil der Länge nach gespalten. Die Gläser werden vorsichtig in die Mittellinie der Schlammsäule hineingedrückt und dann auseinander gezogen. Vergl. Pl. II, Fig. 7. Nachdem wird das Profil abgezeichnet oder photographiert, wonach eine nähere Untersuchung der einzelnen Schichten einsetzt.

Citerad litteratur.

- ALSTERBERG, G., Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. — Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 18. Lund 1922.
- ANDRÉE, K., Über Sedimentbildung am Meeresboden. — Geol. Rundschau. Leipzig 1912, 1916, 1920—21.
- APSTEIN, C., Bodenuntersuchungen in Ost- und Nordsee. — Sitzungsberichte d. Gesellschaft naturforschenden Freunde zu Berlin. Berlin 1917.
- ASCHAN, J., Humusämnen i de nordiska inlandsvattnen och deras betydelse, särskildt vid sjömalmeras daning. Helsingfors 1906.
- BEHRENS, T. H., Die Untersuchung der Grundproben der Expedition zur physikalisch-chemischen und biologischen Untersuchung der Ostsee im Sommer 1871 auf S. M. Avisodampfer Pomerania. — Jahresbericht der Commission zur wiss. Unters. d. d. Meere in Kiel für d. Jahr 1871. Berlin 1873.
- BJÖRK, W., Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund, I. — Lunds Universitets Årsskr. N. F. II. Bd 9. Lund 1913.
- , Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund, II. — Ibid. Bd 11, 1915.
- BLEGVAD, H., Food and Conditions of Nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in the Danish waters. — Report of the Danish Biol. Station to the Board of Agriculture, XXII, 1914. Copenhagen 1915.
- BOJSEN-JENSEN, P., Studies concerning the organic matter of the Sea Bottom. — Rep. of the Danish Biol. Station, XXII. Copenhagen 1915.
- ELIASON, A., Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund, V. — Lunds Univers. Årsskr. N. F. II. Bd 16. Lund 1920.
- EKMAN, F. L. och PETTERSSON, O., Den svenska hydrografiska expeditionen år 1877, I—II. — Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Stockholm 1893.
- EKMAN, Sv., Neue Apparate zur qualitativen und quantitativen Erforschung der Bodenfauna der Seen. — Int. Rev. der Hydrobiologie. Bd 3. Leipzig 1911.
- EKMAN, V. W., An apparatus for the collection of Bottom-Samples. — Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Publ. de circonstance n:o 27. Copenhagen 1915.
- HOFFMAN-BANG, De usu confervarum in oeconomia naturae. Hafniae 1818.
- JUHLIN-DANNFELT, H., On the diatoms of the Baltic Sea. — Bih. t. K. V. A. Handl., Bd 6. Stockholm 1882.
- LOHMANN, H., Untersuchungen zur Feststellung der vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. — Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. Abt. Kiel. N. F. Bd 10. 1908.
- LÖNNBERG, E., Undersökningar rörande Öresunds djurlif. — Meddel. fr. Kgl. Landtbruksstyrelsen. Upsala 1898.
- , Fortsatta undersökningar rörande Öresunds djurlif. — Ibid. 1899.
- , Undersökningar rörande Skeldervikens och angränsande Kattegat-områdes djurlif. — Ibid. 1902. Upsala 1903.
- MUNTHE, H., Den svenska hydrografiska expeditionen 1877. Del III. — K. V. A. Handl. Bd 27. Stockholm 1894.

- MURRAY, J., Report on the scientific Results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Deep sea deposits. London 1891.
- MÖBIUS, K., Die wirbellosen Thiere der Ostsee. — 1:ste Ber. wiss. Untersuchungen. Kiel. 1873.
- NAUMANN, E., Om profilodning i gyttje- och dyavlagringar. — Sveriges Geologiska Undersökning, 10 (1916). Stockholm 1917 (a).
- , Undersökningar öfver fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggående gyttje- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten. — K. V. A. Handl. Bd 56. Stockholm 1917 (b).
- , Om järnets förekomst i limniska aflagringar. — Sveriges Geologiska Undersökning 12 (1918). Stockholm 1919.
- , Några synpunkter angående de limniska aflagringarnas terminologi. — Ibid. 14 (1920). Stockholm 1920.
- , Die Bodenablagerungen des Süßwassers. — Archiv f. Hydrobiologie. Bd XIII. Stuttgart 1921.
- NIPKOW, FR., Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen des Schlammabsatzes im Zürichsee. — Zeitschr. für Hydrologie, 1920.
- PETERSEN, C. G. JOH. m. fl., Det videnskabelige Udbytte af Kanonbaadens »Hauch's» Togter i de Danske Have indenfor Skagen. 1883—1886. København 1893.
- PETERSEN, C. G. and BOJSEN-JENSEN, P., Valuation of the Sea, I. — Rep. of the Danish Biol. Station, XX (1911). Copenhagen 1911.
- —, Valuation of the Sea, II. — Ibid. 1913.
- PHILIPPI, E., Über das Problem der Schichtung und über Schichtbildung am Boden der heutigen Meere. — Zeitschr. der deutschen geol. Gesellschaft. Bd 60. Berlin 1908.
- , Die Grundproben der deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. — Deutsche Südp.-Exp. 1901—1903. II. Band. Berlin 1912.
- VON POST, HAMPUS, Kort beskrifning om medlersta Sveriges jordmåner. — Samling af upplysningar och underrättelser för landthushållare inom Westmanlands län. Årg. 6. Westerås 1855.
- , Studier öfver nutidens koprogena bildningar, gyttja, dy, torf och mylla. — K. V. A. Handl. Bd 4. Stockholm 1862.
- POTONIÉ, H., Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Bd I. Sapropelite. — Abh. der K. Preuss. Geol. Landesanstalt. N. F. H. 55. Berlin 1908.
- RAUSCHENPLAT, E., Über die Nahrung von Thieren aus der Kieler Bucht. — Wiss. Meeresuntersuchungen. Kiel. N. F. Bd V. Kiel 1901.
- REGNARD, P., Physique Biologique. Recherches experimentales sur les conditions physique de la vie dans les eaux. Paris 1891.
- SERNANDER, R., Förna och äfja. — Geol. Föreningens i Stockholm Förh. 1918.
- SJÖSTEDT, G., Om järnutfällning hos hafsalger vid Skånes kuster. — Botaniska Notiser. Lund 1921.
- , En vegetationsfärgning i Öresund av Nodularia spumigena jämte ekologisk översikt över övriga marina baltiska planktonfärgningar. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. II. Bd 18. Lund 1922.
- SPETHMANN, H., Studien über die Bodenzusammensetzung der baltischen Depression vom Kattegat bis zur Insel Gotland. — Wiss. Meeresuntersuchungen. Kiel. N. F. Bd XII. Kiel 1911.
- STEHR, A., Das Südpolarschiff »Gauss» und seine technischen Einrichtungen. — Deutsche Südpolar-Expedition 1901—03. Berlin 1911.
- WARMING, EUG., WESENBERG-LUND m. fl., Bidrag til Vadernes, Sandenes og Marskens Naturhistorie. — Det Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 7. R. Nat. og Math. Afd. II. 1. København 1904.
- ÖRSTED, A. S., De regionibus marinis. Elementa topographiae historico-naturalis freti Öresund. — Diss. inaug. Hauniae 1844.

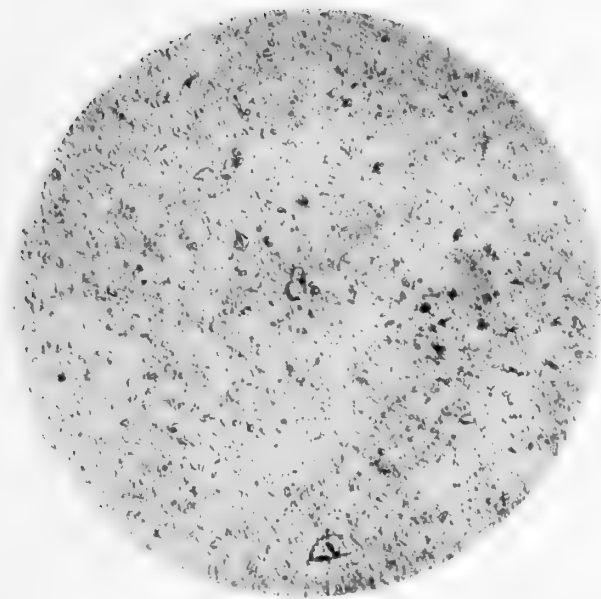
Förklaring till planschfigurerna.

Pl. I.

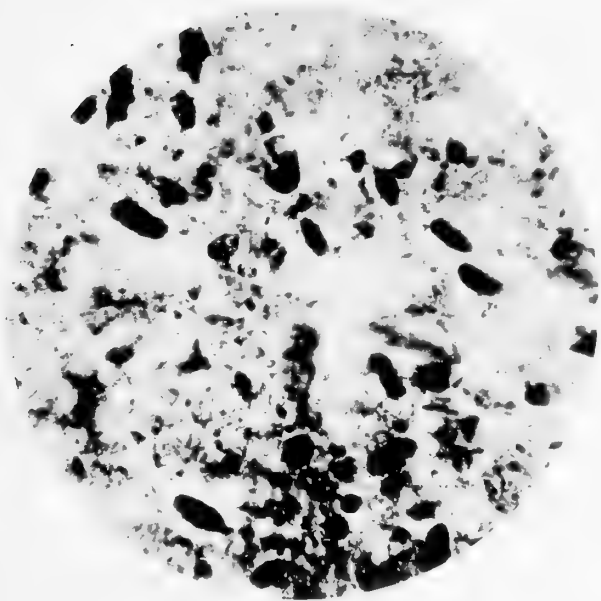
- Fig. 1. Lera, preparat i vatten. — Observera den ytterst ringa kornstorleken samt bristen på organogena ämnen. (Mikrofoto 440×1 .)
- Fig. 2. Gyttja (Öresund), kontaktskiktet, prep. i vatten. — Detritus, vävnadsfragment samt koprogena bildningar (huvudsakligen av *Diastylis*). (23×1 .)

Pl. II.

- Fig. 3. Gyttja, Öresund, kontaktskiktet, prep. i Canadabalsam. — Finfördelad organisk detritus, vävnadsfragment, plankton (*Melosira Borreri* m. fl.) samt koprogena bildningar. (285×1 .)
- Fig. 4. Egentliga gyttjelagret, prep. i Canadabalsam. — Riklig detritus; smärre vävnadsfragment, spongienålar, enstaka diatomeer. Talrika pyritkuler. (285×1 .)
- Fig. 5. *Bosmina*-gyttja från södra Östersjön, 79 m. dj. Prep. i formalin. — Detritus, *Bosmina maritima*, fina kvartskorn. (85×1 .)
- Fig. 6. Egentliga gyttjelagret (Östersjön), prep. i Canadabalsam. — Detritus, vävnadsfragment, spongienålar och enstaka diatomeer (*Coscinodiscus*, *Epithemia*). Rikliga pyritkonkretioner. (285×1 .)
- Fig. 7. Gyttejprofil, upphämtad med bottenharpun. Södra Östersjön, 79 m. dj. Nat. st.
-

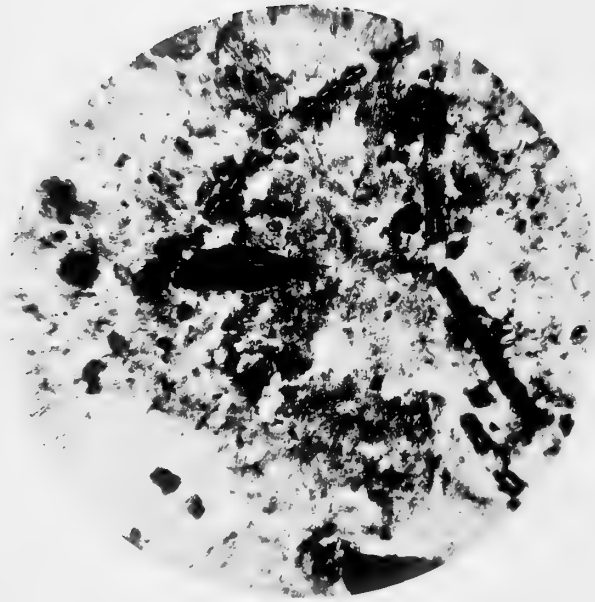


1

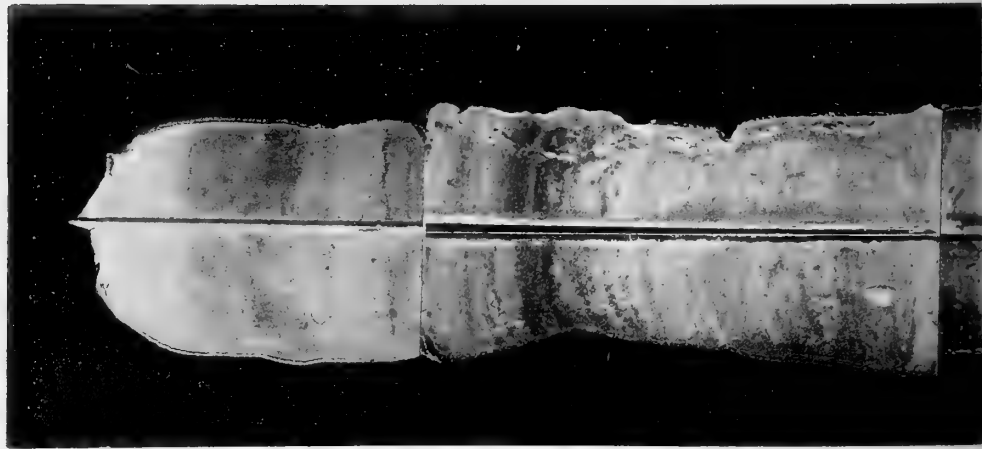
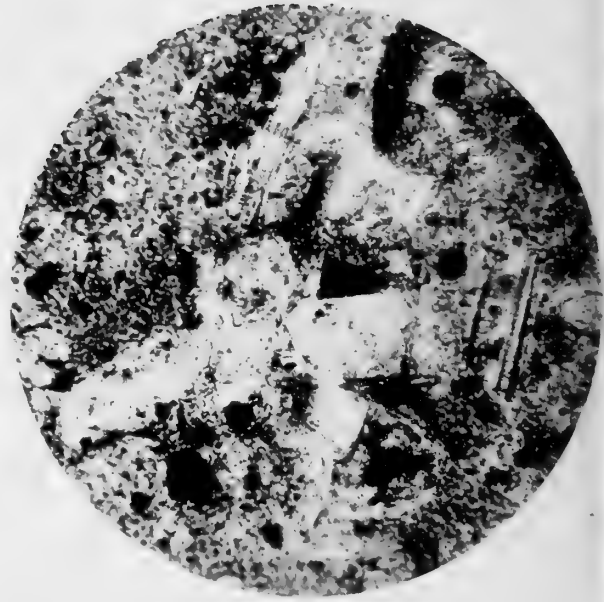


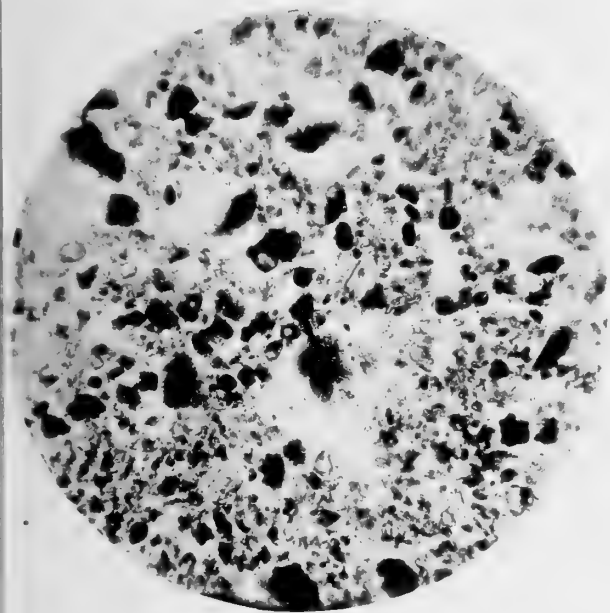
2



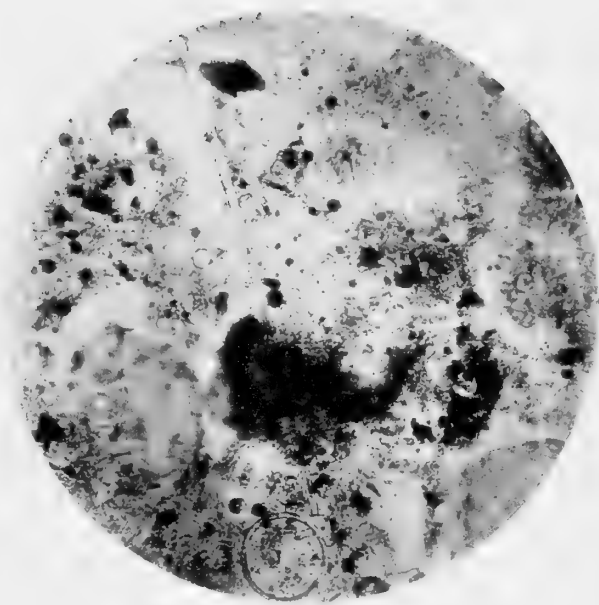


3

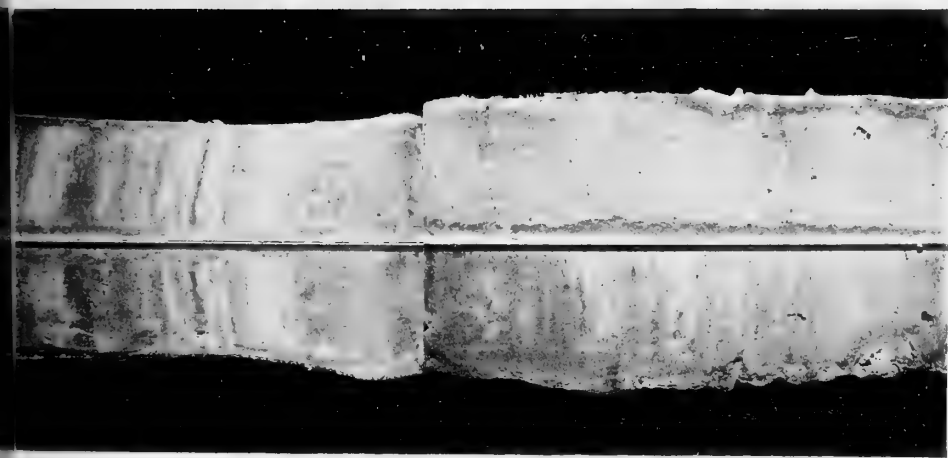




5



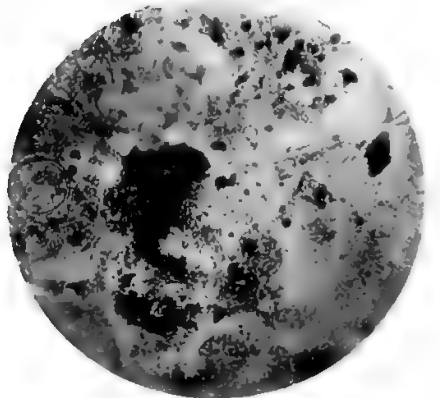
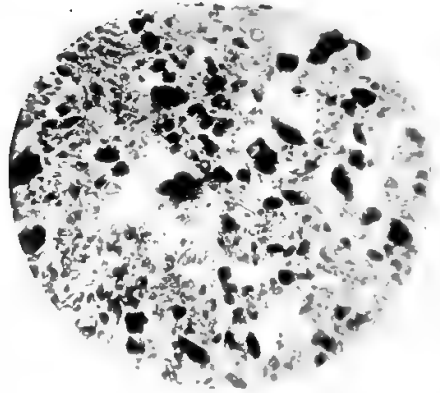
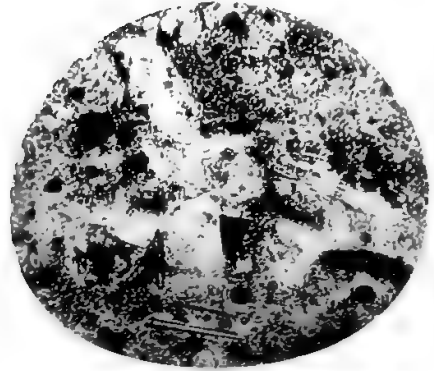
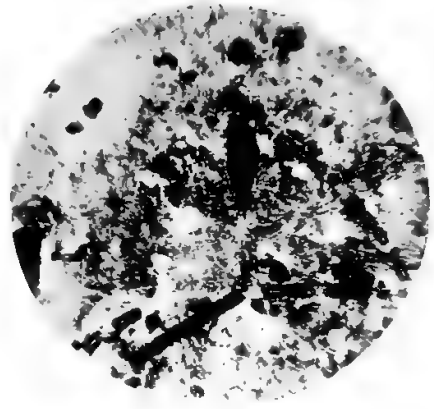
6



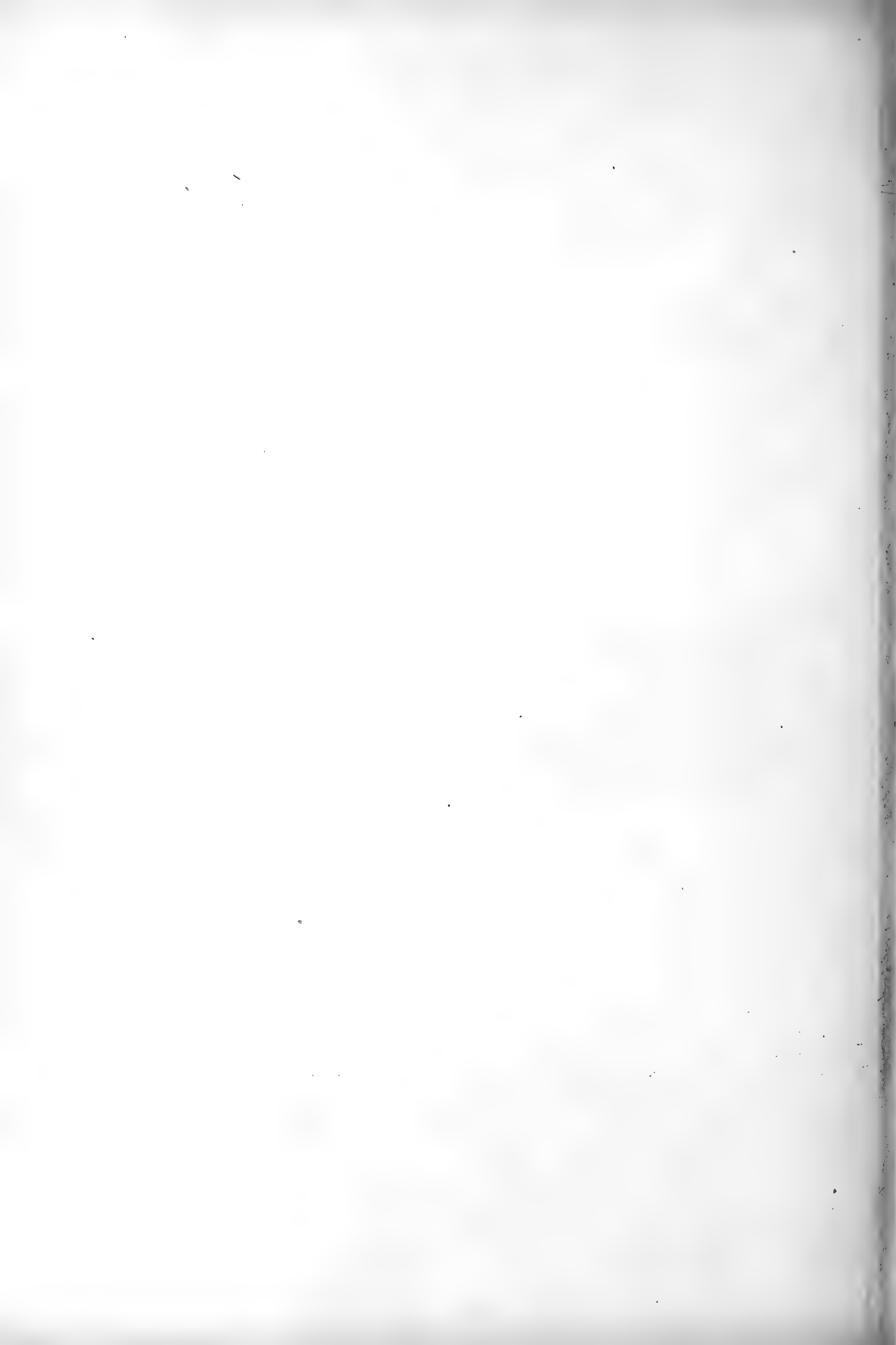
7



7



6



ZUR PHYSIOLOGIE DER TURBELLARIEN

- I. DIE VERDAUUNG
- II. DIE EXKRETION

VON

EINAR WESTBLAD

MIT 2 TAFELN UND 17 TEXTFIGUREN

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 11. Oktober 1922 vorgelegt.

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Vorwort.

Ebenso gut wie wir von den *morphologischen* Verhältnissen bei den Plathelminthen im grossen und ganzen unterrichtet sind, ebenso wenig wissen wir von den *physiologischen* Erscheinungen bei diesen Tieren. Es beruht dies wohl darauf, dass ihr eigenartiger Körperbau, ihre oft geringe Grösse oder parasitische Lebensweise (Trematoden, Cestoden), sie für physiologische Untersuchungen bei Anwendung der gewöhnlichen Hilfsmittel und Arbeitsmethoden wenig geeignet machen.

Vorliegende Arbeit bezweckt diese Lücke wenigstens in einigen Beziehungen auszufüllen. Von einer erschöpfenden Darstellung des Themas — Verdauung und Exkretion¹ bei den Turbellarien — das hier behandelt wird, kann natürlich nicht die Rede sein. Viele Probleme sind nur angedeutet und harren noch immer ihrer Lösung. Es ist meine Hoffnung in der Zukunft auf diesen Fragen zurückkommen zu können.

Ein kurzer geschichtlicher Überblick über die bisherigen Arbeiten auf den hier behandelten Gebieten wird in den Einleitungskapiteln des ersten und zweiten Teiles gegeben.

Mein Untersuchungsmaterial bestand hauptsächlich aus Tricladen und Rhabdocölen. Nur einzelne Beobachtungen wurden über die Exkretionsphysiologie der Polycladen gemacht. Da Untersuchungen über eine Art leicht zu Fehlschlüssen Veranlassung geben können, so habe ich versucht so viele Formen wie möglich zu studieren.

Von Tricladen konnte jedoch in erster Linie nur *Dendrocoelum lacteum* (MÜLL.) angewandt werden, da alle übrigen leicht erhältlichen schwedischen Arten mehr oder weniger stark pigmentiert sind, was ja die Untersuchung der lebenden Tiere wesentlich erschwert.

Von Rhabdocölen habe ich eine sehr grosse Anzahl Arten aus verschiedenen Familien studiert; so *Stenostomum leucops* (ANT. DUG.), *Alaurina composita* (METSCHN.), *Microstomum lineare* (MÜLL.), *Macrostomum*-Arten, *Prorhynchus stagnalis* (M. SCHULTZE), *Dalyellia cuspidata* (O. SCHM.), *Phaenocora unipunctata* (ÖRST.), *Rhynchomesostoma rostratum* (MÜLL.), *Strongylostoma radiatum* (MÜLL.), *Castrada*-Arten, *Mesostoma lingua* (ABILDG.) u. a. *Mesostoma*-Arten, *Bothromesostoma personatum* (O. SCHM.), *Gyatrix hermaphroditus* (EHBG), *Acorrhynchus caledonicus* (CLAP.), *Polycystis nägelii* (KÖLL.) u. a.

¹ Die letztere Erscheinung hauptsächlich nur von ihrer *mechanischen* Seite betrachtet!

Hinsichtlich der Nomenklatur und der systematischen Einteilung bin ich den Darstellungen BÖHMIG's und v. GRAFF's in »Süßwasserfauna Deutschlands« (1909) und »Das Tierreich« (1913) gefolgt.

Auf Grund meiner Resultate hinsichtlich der Exkretionsprozesse bei den Turbellarien — besonders der Physiologie des Wassergefäßsystems — erwies es sich als wünschenswert die Untersuchungen auf diesem Gebiet auch auf andere Formen mit einem Wassergefäßsystem auszudehnen. Hierbei wurden einige leicht erhältliche Vertreter der Trematoden, Cestoden, Nemertinen und Rotatorien angewandt (vgl. Teil II).

Das Untersuchungsmaterial stammt, wie ersichtlich, sowohl aus unsrer lacustrinen wie aus unsrer marinen Fauna. Der Reichtum an Süßwasserturbellarien in der Umgebung von Lund und ganz besonders von Stockholm — die letztere dürfte überhaupt hinsichtlich dieser Tiere zu den reichsten in Schweden gehören — hat mir die Materialanschaffungen sehr erleichtert.

Während dreier Sommer habe ich Gelegenheit gehabt an der zoologischen Station Kristineberg in Bohuslän unsere marinen Turbellarien zu studieren.

Für die materiellen Unterstützungen, die ich von der Königl. Physiographischen Gesellschaft zu Lund und der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften zu Stockholm erhalten habe, spreche ich meinen ehrerbietigen Dank aus.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden im Jahre 1917 am zoologischen Institut zu Lund begonnen und während der zwei folgenden Jahre daselbst fortgesetzt. Es ist mir ein Vergnügen meinen Lehrern, den Herren Professoren Dr. HANS WALLENGREN und Dr. OSKAR CARLGREN, meinen ergebensten Dank auszusprechen für das liebenswürdige, ermunternde Interesse und die Unterstützungen jeder Art, welcher ich mich während dieser Zeit, ebenso wie auch immer später, ihrerseits erfreuen konnte.

Leider war es mir aus materiellen Ursachen nicht möglich meine Arbeiten in Lund zu vollenden. Ich hatte jedoch das Glück mich während zweier Jahre in Stockholm aufzuhalten und an der dortigen Hochschule meine abgebrochenen Untersuchungen fortsetzen zu können. Dem Vorstand des zoologischen Institut der Hochschule, Herrn Professor Dr. NILS HOLMGREN, bin ich zu grossem Dank verpflichtet für die Bereitwilligkeit und die liebenswürdige Gefälligkeit, womit er einen Arbeitsplatz zu meiner Disposition stellte und auch sonst meine Arbeiten erleichterte.

Inhalt.

| | Seite |
|--|-------|
| Vorwort | 3 |
| ERSTER TEIL. | |
| Die Verdauung. | |
| I. Kurzer geschichtlicher Überblick. Allgemeine Fragen | 9 |
| II. Untersuchungsmethoden | 12 |
| III. Die Verdauung bei den Tricladen | 14 |
| A. Der allgemeine Bau des Darmkanals | 14 |
| B. Die Nahrungsaufnahme und die Einrichtungen des Pharynx | 17 |
| C. Welchen Veränderungen wird die Nahrung im Darmlumen unterworfen? | 20 |
| D. Die Veränderungen des Darmepithels während der Nahrungsaufnahme. | 23 |
| E. Die intraplasmatische Verdauung | 28 |
| 1. Die Bildung der Nahrungsvakuolen | 29 |
| 2. Vollzieht sich die intraplasmatische Verdauung unter einer sauren oder alkalischen Reaktion? | 31 |
| 3. Die Veränderungen der Nahrungskörper in den Vakuolen | 33 |
| 4. Sind die vital färbbaren Bläschen Fermentträger? | 36 |
| 5. Zusammenfassung | 39 |
| F. Findet eine extraplasmatische Verdauung statt? | 40 |
| G. Welche Bedeutung hat das Körnerkolbensekret? | 43 |
| H. Assimilation und Nahrungstransport | 48 |
| I. Die Defäkation | 50 |
| IV. Die Verdauung bei den Rhabdocölen | 52 |
| A. Der allgemeine Bau des Darmkanals | 52 |
| B. Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme | 54 |
| C. Drüsenzellen im Pharynx | 56 |
| D. Das Darmepithel | 61 |
| 1. Drüsenzellen | 61 |
| 2. Assimilationszellen | 66 |
| a. Die Amöboidzellen | 67 |
| b. Die Flimmerzellen | 70 |
| E. Die Verdauungsprozesse | 77 |
| 1. Die <i>intraplasmatische</i> Verdauung | 78 |
| a. Die Veränderungen der Darmzellen während der Nahrungsaufnahme | 78 |
| b. Die Veränderungen der Nahrungskörper im Plasma | 80 |
| c. Worauf beruht die intraplasmatische Verdauung? | 82 |
| 2. Die <i>extraplasmatische</i> (extrazelluläre) Verdauung | 85 |
| 3. Kommt eine gemischte intra- und extraplasmatische Verdauung bei den Rhabdo- cölen vor? | 89 |
| V. Zusammenfassung und allgemeine Schlussfolgerungen | 94 |

ZWEITER TEIL.

Die Exkretion.

| | Seite |
|---|-------|
| I. Geschichtlicher Überblick | 103 |
| II. Untersuchungsmethoden | 105 |
| III. Spezieller Teil | 109 |
| A. Die Exkretion bei den <i>Tricladen</i> | 109 |
| 1. Die vitale Färbung und ihre Beziehungen zu den dissimilatorischen Prozessen ... | 109 |
| 2. Farbenexkretion | 117 |
| 3. Die Farbtransport zum Darmsystem | 125 |
| 4. Farbenexkretion und normale Exkretion | 126 |
| B. Die Exkretion bei den <i>Rhabdocölen</i> | 129 |
| 1. <i>Stenostomum leucops</i> (ANT. DUG.) | 129 |
| 2. <i>Mesostoma lingua</i> (ABILDG.) | 134 |
| 3. <i>Gyratix hermaphroditus</i> (EHBG) | 140 |
| 4. <i>Acerorhynchus caledonicus</i> (CLAP.), <i>Polycystis nägelii</i> KÖLL., <i>Phonorhynchus helgo-</i> <i>landicus</i> (METSCHN.) | 150 |
| 5. Verschiedene Beobachtungen über die Exkretion bei den Rhabdocölen | 158 |
| C. Allgemeine Zusammenfassung | 161 |
| D. Schlusswort | 163 |
| IV. Allgemeiner Teil | 166 |
| A. Vergleichende Übersicht über den nicht-emunktoriellen Exkretionsmechanismus | 166 |
| B. Über das Wassergefäßsystem als Exkretionsorgan | 172 |
| 1. Das Verhältnis des Wassergefäßsystems zu den Vitalfarbstoffen | 173 |
| a. Turbellarien | 173 |
| b. Trematoden | 175 |
| c. Cestoden | 177 |
| d. Nemertinen | 180 |
| e. Rotatorien | 181 |
| f. Zusammenfassung | 182 |
| 2. Welche Rolle spielt das Wassergefäßsystem bei der normalen Exkretion? | 183 |
| a. Turbellarien | 183 |
| b. Trematoden | 186 |
| c. Cestoden | 188 |
| d. Nemertinen | 190 |
| e. Rotatorien | 191 |
| f. Zusammenfassung | 192 |
| 3. Vergleich mit dem Solenocytonephridium. WILLEM'S Theorie | 193 |
| 4. Über die Funktionen des Wassergefäßsystems. Versuch einer Deutung | 195 |
| Nachtrag | 205 |
| Litteraturverzeichnis | 207 |
| Tafelerklärung | 211 |

ERSTER THEIL

DIE VERDAUUNG

I. Kurzer geschichtlicher Überblick. Allgemeine Fragen.

Unsere Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Turbellarien geht bis auf METSCHNIKOFF's (1866) ältere Untersuchungen zurück. METSCHNIKOFF bestätigte die Beobachtungen CLAPARÈDE's (1863), dass den *Convoluta*-Arten ein gesonderter Darm fehlt. Er fand, dass bei diesen Turbellarien »von gesonderten Verdauungsorganen nicht die Rede sein kann, indem bei ihnen die Nahrung aus dem Munde direkt in das Centralparenchym des Körpers übergeht, worin sie sich so weit verändert, dass nur feste Chitintheile von ihr übrig bleiben«. METSCHNIKOFF (1878) versuchte späterhin festzustellen, ob diese Art der Verdauung eine weitere Verbreitung unter den Turbellarien hat. Es erwies sich indessen, »dass es auch unter den mit einem ganz gesonderten Darmkanal versehenen Turbellarien solche gibt, welche als wahre »Parenchymatiker« ihre Nahrung aufnehmen und verdauen«. Er untersuchte hierbei teils Rhabdocölen (*Mesostoma Ehrenbergii* und eine *M. productum* nahestehende Art, sowie *Microstomum lineare*) teils Tricladen (*Planaria lactea* und *P. polychroa*). Beachtenswert ist die Beobachtung METSCHNIKOFF's, dass *Microstomum* (= *Microstoma*) *lineare* sich völlig abweichend verhalten sollte. Bei dieser Art sollen die Darmzellen die Fähigkeit feste Nahrung aufzunehmen vollkommen verloren haben. — In einer späteren Arbeit (1901) beschreibt er ausführlicher die Nahrungsaufnahme der Darmzellen bei den Planarien.

Später sind nur einige wenige Untersuchungen auf diesem interessanten Gebiet gemacht worden.

C. SAINT HILAIRE (1910) hat *Dendrocoelum lacteum* in einer sehr ausführlichen Studie behandelt, ist aber hierbei bloss auf die intrazellularen Prozesse in den digerierenden Darmzellen eingegangen. Die Tiere wurden mit Blut gefüttert und die Darmzellen wurden zu verschiedenen Zeiten unter Zusatz eines Vitalfarbstoffes, z. B. Neutralrot oder Methylenblau, untersucht.

Ein Jahr nach der Arbeit ST. HILAIRE's veröffentlichte ARNOLD (1911) eine Untersuchung, die gleichfalls die Verdauung bei *Dendrocoelum* behandelte. Er wandte jedoch nicht vitale Untersuchungsmethoden an, sondern verfolgte die Verdauungsprozesse an Schnittpräparaten. Nachdem die Tiere 14 Tage gehungert hatten, wurden sie mit Blut gefüttert und in einer starken FLEMMING-Lösung in gewissen Zeitabständen fixiert.

Schliesslich hat LÖHNER (1916) seine Aufmerksamkeit auf die Verdauung der roten Blutkörper gerichtet. Auch in diesem Fall diente *Dendrocoelum lacteum* als Untersuchungsobjekt. LÖHNER studierte besonders die Reaktionsverhältnisse im Darm und benutzte hierbei Kongorot in Milch gelöst, womit die Tiere gefüttert wurden. Ausserdem gelangte alizarinsulfosaures Na in Pferdeleukocytuspension auf 0,85 % NaCl-Lösung zur Anwendung. Zum Messen der H-Jonen-Konzentration verwendete er Lakmus in einer Leukocytuspension.

Wenn man die Resultate vergleicht, zu denen diese Forscher gekommen sind, so stösst man zum Teil auf Widersprüche. Gewisse Fragen von allgemeinerem Interesse sind bloss äusserst knapp oder überhaupt nicht behandelt.

Laut METSCHNIKOFF und ST. HILAIRE findet bei *Dendrocoelum* eine intrazelluläre, laut ARNOLD und LÖHNER ausserdem noch eine extrazelluläre Verdauung statt.

Was nun die Reaktion im Darm anbetrifft, so ist dieselbe nach METSCHNIKOFF neutral oder schwach sauer, nach ST. HILAIRE tritt dieselbe weniger deutlich hervor, ist jedoch auf keinen Fall sauer. ARNOLD ist der Ansicht, dass die Darmvakuolen eine saure Reaktion zeigen, während nach LÖHNER die Verdauung unter zwei Reaktionsphasen verläuft: während der extrazellulären Verdauungsphase («Vorverdauung») herrscht eine alkalische Reaktion, während der intrazellulären Phase dagegen eine saure. Die anfänglich alkalische Reaktion schlägt somit nachher in eine saure um.

Die Frage, welche Rolle eventuell vorkommende Enzyme bei der Verdauung spielen und wo solche Verdauungsenzyme gebildet werden könnten, ist gleichfalls unklar. Nach ST. HILAIRE findet sich möglicherweise ein tryptisches Ferment in den Nahrungsvakuolen der Darmzellen; es ist möglich, dass diese auch ein fettspaltendes Enzym besitzen. ARNOLD verlegt die Fettspaltung in das Darmlumen. Das lipolytische Ferment soll in den Drüsenzellen («Körnerkolben») des Darmepithels erzeugt und durch einen typischen Sekretionsprozess abgesondert werden. LÖHNER nimmt an, dass die »Speicheldrüsen« im Pharynx ein tryptisches Ferment absondern. Auch v. GRAFF (1899, S. 110) nimmt, auf Grund von Beobachtungen von KENNEL und LEHNERT an, dass das Pharyngealdrüsensekret bei den Landtricliden eine stark verdauende Fähigkeit besitzt und dass der Darm nur als Resorptionsorgan dient. Nach der Ansicht LANG's (1884) trifft dies auch für die Polycliden zu. WILHELMI (1909) dagegen spricht dem Pharyngealdrüsensekret der Tricliden jede verdauende Fähigkeit ab.

Betreffs des Überganges der Assimilate von Darm ins Parenchym und deren weitere Verteilung hier gibt es keine sicheren Beobachtungen. ARNOLD scheint anzunehmen, dass Amöbocyten hierbei eine gewisse Rolle spielen. Dies wird jedoch von STOPPENBRINK (1905) verneint.

Es schien mir vor allem von grossem allgemeinem Interesse zu sein festzustellen, in welchem Umfange der »intrazelluläre« Verdauungstypus unter den Turbellarien verbreitet ist. METSCHNIKOFF's Beobachtungen an *Microstomum* scheinen darauf hinzudeuten, dass hier eine andere Art von Verdauung vorliegt: die extra-

zellulare. In solch einem Falle könnte man erwarten, dass dieser Typus nicht auf *Microstomum* beschränkt sei sondern wohl auch für einen Teil der *Microstomum* nahestehenden Arten gelten dürfte. Es schien übrigens nicht völlig klar zu sein, ob die Verdauung hier ausschliesslich extrazellular ist. Wenn *Microstomum* und diesem nahe verwandte Arten von echten »Parenchymatikern» (METSCHNIKOFF) abstammen, so könnte man erwarten, wenigstens einige Andeutungen einer amöboiden Nahrungsaufnahme der Darmzellen zu finden. Diese Möglichkeit erschien um so wahrscheinlicher, als OTT (1892) bei *Stenostomum leucops* gesehen oder zu sehen geglaubt hat, dass die Flimmerhaare der Darmzellen eigentlich den Charakter sehr langer und schmaler Pseudopodien haben, die in die Zellen eingezogen werden können. GRABER (1879) sagt sogar, dass er amöboide Bewegungen der Darmzellen bei *Stenostomum* gesehen habe. v. GRAFF (1907, S. 2136) hält deshalb die Ansicht METSCHNIKOFF's für falsch.

Eine Untersuchung der Verdauung auch bei anderen Rhabdocölen erschien mir auch aus dem Grunde wünschenswert, weil man bei den wenigen nahrungsphysiologischen Studien sich viel zu sehr auf die Tricladen beschränkt hat und den Rhabdocölen, abgesehen von den Arbeiten METSCHNIKOFF's, nicht die Aufmerksamkeit gewidmet hat, die sie ohne Zweifel verdienen.

Leider hatte ich keine Gelegenheit den Verdauungsprozess bei den Acölen und Polycladen zu untersuchen.

Was die ersteren anbetrifft, so haben wir Angaben von v. GRAFF u. a., die die Verdauung der Acölen als rein intraplasmatischer Natur darstellen, ein Umstand, der übrigens direkt aus ihrem Körperbau hervorgeht. Auf welche Weise die oft gut geschützten Beutetiere (kleine Crustacéen u. s. w.) für die Verdauung zugänglich gemacht werden, wissen wir nicht. Besonders interessant wäre es aufzuklären, was für eine Rolle die sogenannten »Fresszellen« in dem Verdauungsprozess spielen. Sie sind bei den primitiveren Formen beschrieben, während sie bei Acölen mit stärkerer Konzentration des verdauenden Syncytiums fehlen.

Auch über die Verdauung der Polycladen wissen wir nur wenig. Nach LANG (1884) verschmelzen die Darmzellen gerne miteinander zu Syncytien, die auch das Darmlumen durchsetzen. — Die Polycladen eignen sich jedoch kaum für experimentelle Studien dieser Art, da man sie nicht dazu veranlassen kann in der Gefangenschaft Nahrung zu sich zu nehmen. Mir wenigstens ist es nie gelungen *Prostheceraeus vittatus* im Aquarium zu ernähren. Sogar LANG, der wohl am eingehendsten von allen Forschern die Biologie der Polycladen studiert hat, hat bloss einige wenige Male gesehen, dass dieselben kleine Anneliden u. s. w. angriffen.

II. Untersuchungsmethoden.

Ich habe es so viel wie möglich versucht meine Studien an lebenden Tieren zu machen, denn ich glaube nicht, dass man mit Schnittmethoden allein, wie z. B. ARNOLD sie anwandte, zu sicheren Resultaten kommen kann. Zu besonderen Zwecken dagegen, wie z. B. zur Untersuchung des Baues des Darmepithels oder verschiedener Drüsenzellen im Darm und Pharynx habe ich Schnittpräparate verwendet.

Fütterungsversuche habe ich mit verschiedenen Stoffen gemacht: Blut, Stücken von Würmern, Krebsmuskeln, Eigelb, Mehlwurmfett, Butterfett u. s. w. Die Nahrungssubstanzen habe ich oft mit Stärke oder Farbstoffen gemischt: Karmin, Kongorot, Alizarin und Lakmus. Das Fett ist oft mit Sudan III oder Scharlach R. gefärbt worden, wodurch die Untersuchung der Fettverdauung in hohem Grade erleichtert wurde.

Proben auf eventuell vorkommende Enzymen sind makrochemisch angestellt worden. Hierzu eignen sich jedoch nur die grösseren Turbellarien (Tricladen, Polycladen); ein reiner Darmextrakt lässt sich aber auch von diesen leider nicht herstellen.

Bei vielen Gelegenheiten ergab es sich, dass Vitalfärbungen, besonders mit Neutralrot, gute Dienste leisten können. Hierbei sind die Tiere in ganz schwach mit Neutralrot getöntem Wasser gefärbt worden (ein kleines Tröpfchen — ungefähr 1 kbmm. — 1 % Neutralrotlösung auf 20 bis 30 kbcm. Wasser).

Da meine Schlussfolgerungen oft auf die mit Hilfe von vitalen Färbungsmethoden erzielten Resultaten fussen, dürfte es am Platz sein mit einigen Worten meine Auffassung über das vitale Färbungsbild klarzulegen. Es kann sich hier natürlich nicht darum handeln das ganze grosse, so heiss umstrittene Vitalfärbungsproblem aufzurollen, welches übrigens in HÖBER's (1914) und v. MÖLLENDORFF's (1920) zusammenfassenden Arbeiten auf eine ausgezeichnete Art behandelt ist (Vgl. auch FISCHER 1910.).

Wie bekannt, geben saure Farbstoffe (Trypan- und Pyrrolblau, Sudan u. a.) gewöhnlich keine deutlichen vitalen Färbungsbilder oder färben nur diffus. Gewisse Zellen — besonders Nierenzellen (in den Hauptstücken; v. MÖLLENDORFF 1915) haben jedoch die Fähigkeit diese Farbstoffe (z. B. Trypanblau) als Granula zu

speichern. v. MÖLLENDORFF (1918 a) fand, dass solche Zellen — in welchen saure Farbstoffe granulär gespeichert waren — basische Farbstoffe in den präexistenten sauren Farbgranula speichern, ebenso wie in den normalen Plasmagranula. Er zieht hieraus den Schluss, dass die Fähigkeit der letzteren basische Farbstoffe zu speichern auf ihrer *sauren* Beschaffenheit und nicht auf einer besonderen aktiven oder überhaupt vitalen Tätigkeit beruht. Wahrscheinlich sind die Plasmagranula Tröpfchen einer wässrigen Lösung von kolloid gelösten, *sauren* Stoffen (Eiweiss, Kohlehydraten, vielleicht auch Fettsäuren). (v. MÖLLENDORFF 1918 b). »Die Färbung der Granula ist bewirkt durch eine Reaktion des basischen Farbstoffes mit der in den Granulis vorhandenen kolloidalen Säure« (Salzbildung oder kolloidchemische Fällung?).

NIRENSTEIN ist bei seinen letzten Untersuchungen (1920) zu dem Resultat gekommen, dass es keine scharfe Grenze zwischen den die Granula färbenden basischen und den diffus färbenden sauren Farbstoffen gibt. Er konnte nach der Grösse der Differenz zwischen der Färbbarkeit der Granula und der Färbbarkeit des Zellkörpers eine kontinuierliche Reihe von Vitalfarben aufstellen, welche mit den eigentlichen Granulafarbstoffen (z. B. Neutralrot) beginnt und mit den diffus färbenden Stoffen vom Typus des Sudan endet. Ein Modell für die Eigenschaft des Zellplasmas, sich mit basischen und sauren Farbstoffen vital zu färben, fand NIRENSTEIN in einer Diamylamin-Ölsäuremischung. Der erste (basische) Bestandteil nimmt die sauren, der zweite (saure) die basischen Vitalfarbstoffe auf. Die stärkere vitale Färbbarkeit der basischen Farbstoffe beruht darauf, dass die Plasmagranula hauptsächlich aus *sauren* Lipoiden mit besonderer Farbenspeicherungsfähigkeit bestehen. Aus einem Vergleich zwischen den vitalen Färbungserscheinungen bei *Paramacium* und den mit der Diamylamin-Ölsäuremischung erhaltenen Versuchsergebnissen formuliert NIRENSTEIN schliesslich eine für jede Vitalfärbung geltende »modifizierte Lipoidtheorie«: »Der lebende Zellkörper verhält sich Farbstoffen gegenüber genau so, als ob er ein lipoides Lösungsmittel wäre, das einen gewissen Betrag Fettsäure und fettlöslicher organischer Base gelöst enthält« (S. 303).

Ich gehe auf die verschiedene Meinung der beiden referierten Forscher von der Art der Granulasäure (s. oben) nicht ein. In diesem Zusammenhang interessiert uns vor allem ihre übereinstimmende Ansicht, dass die mit basischen Vitalfarbstoffen darzustellenden Plasmaeinschlüsse *saurer* Natur sein müssen.

Meine Erfahrungen mit basischen Vitalfarbstoffen lassen sich vollständig unter diesen von v. MÖLLENDORFF und NIRENSTEIN aufgestellten theoretischen Gesichtspunkt einordnen. Besonders bin ich mit NIRENSTEIN der Ansicht, dass die Fähigkeit gewisser Plasmagranulationen, Vakuolen u. s. w. solche basische Vitalfarbstoffe aufzuspeichern darauf beruhen muss, dass jene saure lipoidartige Stoffe enthalten.

Wir werden im folgenden bei jedem speziellen Falle zu untersuchen haben, ob die mit Vitalfarbstoffen erhaltenen Ergebnisse auch weitere Schlussfolgerungen veranlassen können.

III. Die Verdauung bei den Tricladen.

A. Der allgemeine Bau des Darmkanals.

Im Allgemeinen stimmen alle Tricladen, Wasserformen sowohl als auch die *Terricola*, in den Hauptzügen des Baues des Verdauungsapparates überein.

Hier soll bloss in Kürze an dasjenige aus der Morphologie und Histologie des Verdauungsapparates erinnert werden, was für die nachstehenden Ausführungen nötig ist.

Der *Pharynx* ist gewöhnlich lang, zylindrisch, mitunter kragenförmig (einige Landtricladen). Während er in der Ruhelage in einer mehr oder weniger geräumigen Pharyngealtasche liegt, so wird er, wie bekannt, in Tätigkeit durch die Mundöffnung gegen das Beuteobjekt vorgestreckt. Die Pharyngealtasche ist somit bloss ein Aufbewahrungsraum für den Pharynx, die Mundöffnung eine Durchgangspforte für denselben. Eine eigentliche verdauungsphysiologische Rolle spielen sie nicht. Die an der Mundkante mündenden Drüsenzellen sind von derselben Art wie die im übrigen Integument; im Allgemeinen scheinen Drüsenzellen der Pharyngealtasche zu fehlen.

Wir finden dagegen im Pharynx kräftige Drüsenbündel. Die Pharyngealdrüsenzellen liegen gewöhnlich nicht in dem Pharynx selbst, sondern — genau so wie bei den crossocölen und cyclocölen Allöocölen — in einem weiten Kranz um seine Insertionsstelle oder in der Umgebung der Pharyngealtasche. Von hier aus führen lange Ausführungsgänge, welche den Pharynx in seiner Längsrichtung durchziehen und an seinem freiem Rande — dem Pharynxmund — münden. Die Drüsengänge bilden im Querschnitt durch den Pharynx einen ziemlich breiten Ring, ungefähr in der Mitte zwischen der inneren und äusseren Wand. Dieser Ring wird jedoch durch eine Nervenschicht in eine innere und äussere Zone geteilt. Diejenigen Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge der äusseren Zone angehören, produzieren überwiegend cyanophile, die Drüsenzellen der inneren Zone dagegen erythrophiles Sekret; diese beiden Sekrete werden auf den Pharynxlippen miteinander vermengt. In das Pharynxlumen münden in der Regel keine Sekretgänge ein. Bei einigen *Procerodes*- und *Planaria*arten finden wir jedoch auch eine kleinere Anzahl solcher cyanophiler Lumendrüsen (vergl. v. GRAFF in BRONN 1913, S. 2802). Auch an der Aussenseite des Pharynx können spärliche cyanophile oder erythrophile Drüsenbündel ausmünden.

Der Pharynx steht gewöhnlich mit dem dreiteiligen Darm in direkter Verbindung; bei einigen Formen gibt es jedoch ein Mittelstück — »Darmwurzel« (v. GRAFF) — dessen höheres Epithel einen gleichmässigen Übergang zu dem typischen Darmepithel bildet.

Die drei Darmzweige — der unpaarige vordere Hauptdarm und die beiden hinteren Hauptdärme — mit ihren Divertikeln haben eine durchaus gleichartige Bauart. Eine besondere Darmmuskulatur ist bloss bei einer geringen Anzahl von Formen mit Sicherheit festgestellt worden. Gewöhnlich scheint das Darmepithel direkt an das Parenchym zu grenzen, welches in der Umgebung des Darmes »eine besondere bindegewebige Hülle von oft membranartiger Beschaffenheit« bildet (BÖHMIG 1906, S. 408).

Das Darmepithel besteht aus zwei Arten von Zellen;

1. Amöboide Zellen,
2. Körnerkolben (MINOT).

Diese beiden Zellentypen sind so oft beschrieben worden, dass in Bezug auf ihre Bauart wohl kaum noch etwas hinzuzufügen ist. ST. HILAIRE hat die lebenden Darmzellen bei *Dendrocoelum lacteum* besonders sorgfältig untersucht. ARNOLD und andere haben sie an Schnittpräparaten studiert. Die unten gegebene Beschreibung dieser Zellentypen ist somit in den Hauptsachen bloss eine Zusammenfassung von bereits bekannten Tatsachen, dürfte aber zum Verständnis der physiologischen Prozesse am Platze sein.

Zu 1. Die amöboiden Zellen (Textfig. 1 *a—b*, *d—i*) bilden das eigentliche assimilierende Darmepithel. Ihre Grösse und ihr Inhalt wechselt ausserordentlich je nach dem Ernährungszustande (vgl. Tab. I, S. 22). Bei Tieren, die längere Zeit gehungert haben (z. B. einen Monat) ist das Plasma stark vakuolisiert, enthält aber keine Fetttropfen, Eiweisskörner u. s. w.; die Vakuolen sind oft sehr gross und enthalten ein rundes Konkrement oder Kristallaggregat von verschiedenem Aussehen (vergl. ST. HILAIRE T. 8, Fig. 6). Bei gutem Ernährungszustande sind sie wiederum derartig mit Blasen, Tropfen und Körnern gefüllt, dass das Plasma ganz verdrängt zu sein scheint. Es ist dann oft äusserst schwer die normalen Zellenbestandteile von den von aussen aufgenommenen Nahrungskörpern zu unterscheiden. Einen sichereren Einblick erhält man, wie ST. HILAIRE hervorhebt, wenn man die Darmzellen bei hungernden Tieren untersucht, besonders unter gleichzeitiger Anwendung von Vitalfarbstoffen (am besten Neutralrot).

ST. HILAIRE unterscheidet folgende Plasmaelemente:

- »1. Mikrosomen, aller kleinste körnchenförmige Elemente.
2. Flüssigkeiterfüllte schwach — oder nicht färbbare Bläschen.
3. Vitalfärbbare Bläschen.
4. Nahrungsvakuolen.
5. Bläschen mit kristallinischen Einschlüssen, gewöhnlich nicht färbbar.
6. Kleine Fettkörnchen.
7. Grosse fettähnliche Körnchen.
8. Feste Eiweisskörnchen.»

Nach ST. HILAIRE sind einige von diesen Elementen konstant, andere dagegen umwandlungsfähig. So gehen die Mikrosomen (1) und die kleinsten Bläschen (2) in andere Elemente über; die letzteren wachsen an und gehen in grössere, vital färbbare Blasen (3) über. Die Nahrungsvakuolen (4) sind zufälliger Natur. »Die

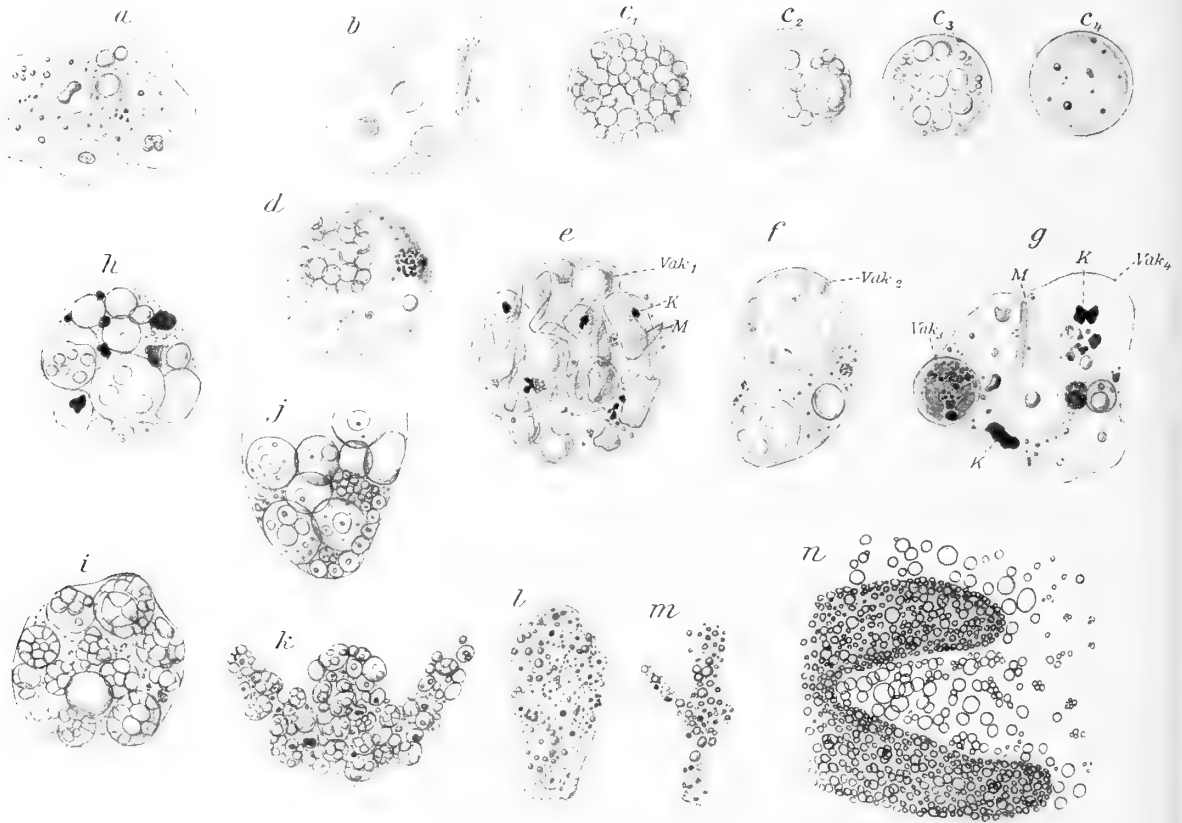


Fig. 1.

Dendrocoelum lacteum. — *a, b*: Amöboide Darmzellen eines Hungertiers. — *c*₁–*c*₄: Körnerkolbenzellen; *c*₁ sekretgefüllte Zelle, *c*₂–*c*₄ sekretarme Zellen; in *c*₂ sind mehrere Sekrettropfen zu einem grösseren Klumpen zusammengeschmolzen, in *c*₃ grössere und kleinere (neugebildete) Sekrettropfen, in *c*₄ nur die letzteren (erneute Sekretionsthätigkeit). — *d*–*e*: Amöboide Darmzellen bei der Verdauung; *d* mit einem sekretähnlichen Vakuoleneinschluss. — *e*–*g*: Nach Fütterung mit Garnelenmuskeln u. Karmin; *f* u. *g* mit Neutralrot gefärbt (zwischen *e* und *g* liegt ein Zeitabstand von ca. drei Tagen); K Karmin, M Muskelfaser, Vak₁–*4* verschiedene Stufen in der Entwicklung der Vakuolen; Vak₂ aus mehreren, fast verschmolzenen Tropfen (Vak₁) gebildet, mit beginnender Rotverfärbung, Vak₃ stark rot, Vak₄ entfärbt, wasserhell. — *h*–*m*: Nach Fütterung mit Mehlwurmfett (in *h* mit Karmin gemischt); *j* eine Divertikelspitze stärker vergrössert, *k*–*m* Darmdivertikel in verschiedenem Ernährungszustand (zwischen *k* u. *m* liegt ein Zeitabstand von ca. drei Monaten).

— *n*: Fettansatz im Parenchym, drei Tage nach Fütterung mit Mehlwurmfett; zwei Darmdivertikelspitzen sichtbar.

übrigen Elemente besitzen dagegen zweifellos eine selbständige und bestimmte Bedeutung.» Ich kann die Ansicht ST. HILAIRE's über die Selbständigkeit und Bedeutung gewisser Elemente nicht völlig teilen und werde auf eine kritische Untersuchung derselben später zurückkommen. Im Allgemeinen kann man jedoch diese

Plasmaelemente ohne grössere Schwierigkeiten wiederfinden. ST. HILAIRE'S Einteilung gibt auch eine gute Vorstellung über die Mannigfaltigkeit der Einschlüsse, welche die Darmzellen charakterisieren. — Die Kerne in den Amöboidzellen sind gross (6—7 μ), blasenförmig, rund bis etwas oval und mit grossen Nukleolen versehen. Sie liegen gewöhnlich in dem basalen Teil der Zellen: doch findet man verhältnismässig oft, dass sie in die zentralen Teile höher gerückt sind. Einen Zusammenhang zwischen der Lage der Kerne und dem Ernährungszustand der Zellen habe ich nicht finden können.

Zu 2. Die Körnerkolbenzellen (Textfig. 1 c_1 — c_4) haben eine konstantere Grösse und messen meistens ca. 20—26 μ im Durchmesser (lebende, isolierte Zellen)¹. Sie erweisen sich im Schnitt als kurze, keulenförmige, mitunter etwas ausgezogene, distinkte Zellen, die jedoch selten das Darmlumen erreichen, sondern gewöhnlich völlig eingekeilt zwischen den übrigen Darmzellen liegen. Sie finden sich in wechselnder Anzahl überall im Darmepithel. Sehr oft sind sie in der Gegend der Einmündung des Pharynx in den Darm (Darmmund) besonders angehäuft. In dem basalen, sich stark verschmälernden Teile jeder Körnerkolbenzelle liegt ein ovaler Kern, der gewöhnlich etwas kleiner (5—5 $\frac{1}{2}$ μ) ist als der der Amöboidzellen. Er färbt sich auch mit Kernfarbstoffen (besonders Eisenhämatoxylin) bedeutend intensiver. Er ist von einem feinkörnigen Plasma umgeben, das sich mit Hämatoxylin so intensiv färbt, dass der Kern dadurch oft weniger deutlich hervortritt. Der distale, kolbenförmig erweiterte Teil der Zelle ist gewöhnlich mit einer Menge Tropfen (»Körner«) angefüllt, die von einer geringen Quantität Plasma umgeben sind. Diese Tropfen (< 7 μ , gewöhnlich 3—5 μ) sind stark chromophil, sie färben sich intensiv mit Säurefuchsin bezw. Eosin und Eisenhämatoxylin. Oft findet man anstatt der Tropfen Hohlräume.

B. Die Nahrungsaufnahme und die Verrichtungen des Pharynx.

Die Art und Weise, auf welche die Planarien sich ihrer Beute bemächtigen und sie aussaugen, ist so oft beobachtet und beschrieben worden (am ausführlichsten von PEARL 1903), dass ein näheres Eingehen darauf wohl überflüssig sein dürfte. Vom verdauungsphysiologischen Gesichtspunkte aus interessiert uns eigentlich nur der Umstand, dass die Nahrung, die in den Darm gelangt, sich bereits in ziemlich fein zerteiltem Zustande befindet. Ganze Beuteobjekte, wie kleine Crustaceen u. s. w., die man oft im Darm gewisser Rhabdocölen antrifft, findet man nie im Darm der Süsswassertricladen. Dagegen enthält dieser oft schmarotzende Organismen, besonders Gregarinen, aber auch andere Protozoen, mitunter auch Nematoden, welche letztere auch im Parenchym und in den Geschlechtsorganen vorkommen können (vergl. v. GRAFF 1917, S. 3351—56). Auch für die marinen Formen scheint es ohne Ausnahme

¹ Alle in diesem Teil vorkommenden Massangaben gelten, wo nichts anders angegeben wird für *lebende, isolierte Zellen*.

zu gelten, dass sie ihre Beute aussaugen und nicht im ganzen verschlucken (vergl. WILHELM 1909 a, b) und auch das Wenige, was wir von den Ernährungsverhältnissen der Landplanarien wissen, deutet auf dasselbe hin (vergl. v. GRAFF l. c., S. 3348). Von dieser Ernährungsweise ist der Schritt zum reinen Parasitismus über Gelegenheitsparasitismus oder Kommensalismus nicht weit; wie bekannt hat man auch unter den Tricladen einige mehr oder weniger parasitische Formen gefunden.

Nun kann man fragen: wenn die Planarien immer ihre Beute aussaugen, wie ist dieses bei solchen Beuteobjekten möglich, die scheinbar durch eine dicke Cuticula, Chitinschale u. ähnl. gut geschützt sind? Man könnte sich denken, dass nur solche Exemplare den Planarien zum Opfer fielen, die vorher auf irgend eine Weise verletzt worden waren. Es dürfte auch sicher sein, dass solche Tiere zu allererst angegriffen werden. Man kann eine Sammlung Planarien recht lange zusammen mit lebenden kleinen Würmern, *Asellus* u. s. w. im Wasser halten, ohne dass die letzteren den Turbellarien zum Opfer fallen. Sobald dagegen die Beutetiere irgendwie verletzt worden sind, stürzen sich jedoch die Turbellarien sofort auf dieselben. Wenn sie hungrig sind, dann greifen sie jedoch auch vollkommen unverletzte Beuteobjekte an und saugen dieselben aus, was durch folgende Versuche gezeigt werden soll.

In ein Glasgefäss mit Wasser wurden 10 St. unverletzte *Stylaria lacustris* zusammen mit zwei hungernden Exemplaren *Dendrocoelum* gesetzt. Diese stürzten sich sofort über die Würmer, die zuerst zu entkommen versuchten, bald jedoch unbeweglich (betäubt?) liegen blieben und die Beute ihrer Feinde wurden. Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden waren nur noch 4 lebende Würmer übrig geblieben. Bei einem anderen Versuche wurden 5 St. ganze *Asellus* und 2 hungernde Exemplare *Dendrocoelum* zusammengebracht. Auch in diesem Falle wurden die ersteren sofort überfallen und ausgesogen. Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden waren nur noch 2 Exemplare *Asellus* sowie die leeren Chitinschalen der ausgesogenen Beuteobjekte übrig geblieben.

WILHELM hat dasselbe bei den Seetricladen festgestellt. »Man kann aber unverletzte Anneliden tagelang in einem Becken mit *P. lobata* zusammenhalten, ohne dass ihnen etwas widerfährt» (1909 a, S. 81).

Untersucht man ein *Dendrocoelum* unmittelbar nach solch einer Fütterung mit Würmern oder *Asellus*, so wird man finden, dass sein Darm mit einer halbflüssigen Nahrungsmasse angefüllt ist, die bloss wenig feste Bestandteile enthält. Allerdings trifft man die schmalen Wurmborsten, die leicht durch den Pharynx gleiten, zuweilen in grösserer Menge an, nie dagegen grössere Chitinteile. Bei den Beutetieren von weicher Bauart können auch die verhältnismässig widerstandsfähigeren Partien, z. B. der Hautmuskelsack, durch den Saugakt selbst aufgelockert und in eine halbflüssige Masse verwandelt werden. Deshalb findet man auch selten Überbleibsel nach einer Fütterung mit *Stylaria*. Füttert man dagegen mit zerschnittenen Regenwürmern, so findet man, dass der in diesem Falle widerstandsfähigere Hautmuskelsack unverändert übrig gelassen wird.

Die Beobachtungen zeigen uns also, dass die Planarien sich die am wenigsten geschützten Teile ihrer Beuteobjekte aussuchen und die widerstandsfähigeren Teile übrig lassen, wenn deren Grösse sie daran hindert unverändert durch den Pharynx

zu gleiten. Dieses letztere gilt auch für den Fall, wenn die einer mechanischen Einwirkung unzugänglichen festeren Teile sehr gut auf chemischem Wege in eine halbflüssige Masse hätten verwandelt werden können. *Es gibt, mit anderen Worten, meiner Ansicht nach keinen Fall, wo man die Nahrungsaufnahme nicht auf einen reinen Saugakt zurückführen kann.*

Die Saugkraft, die der Pharynx entwickelt, muss sehr bedeutend sein. Davon kann man sich auch bei der Beobachtung der Tiere während der Nahrungsaufnahme überzeugen. Man kann oft beobachten, wie das Tier sich ein Stück vom Beuteobjekt entfernt, nachdem der Pharynx sich an dasselbe festgesogen hat. An dem auf diese Weise blossgelegten Pharynx kann man sich besonders gut davon überzeugen, mit welcher Kraft die Nahrungspartikel von der Beute losgesogen und durch peristaltisch fortschreitende Kontraktionen in den Darm transportiert werden. Der Saugakt setzt voraus, dass die Pharynxlippe besonders dicht und fest an dem Körper des Beutetieres haftet. Dieses wird offenbar durch die Menge klebrigen Drüsensekretes, das an der Pharynxlippe herausgepresst wird, erreicht (siehe oben). Es ist nicht schwer sich von der stark klebenden Eigenschaft des Pharyngealsekretes zu überzeugen. Stört man eine *Planaria* beim Aussaugen z. B. eines Wurmstückes, so geschieht es oft, dass sie bei der Flucht den am Pharynx festgeklebten Nahrungskörper mit sich zieht, auch wenn derselbe ein Gewicht hat, das sicher das eigene Gewicht des Tieres um ein vielfaches übersteigt oder die Flucht über eine lotrechte Glaswand hinauf geht.

Man nahm früher an, dass das Pharyngealsekret in der Hauptsache eine chemische Bearbeitung des Beutetieres bezweckte und es liegt auf der Hand, dass die Versuchung gross ist, demselben eine derartige Funktion zuzuschreiben. Andererseits gibt es wichtige Gründe, die gegen diese chemische Theorie sprechen. Einige derselben sind im Vorhergehenden erwähnt worden:

1. Fast alle Drüsen münden auf der Pharynxlippe, nur wenige im Pharynxlumen; das Sekret kommt somit mit den Nahrungspartikeln, die den Pharynx passieren, nicht in intimere Berührung (vergl. auch WILHELMI 1909 b, S. 12).
2. Die Nahrungsaufnahme kann restlos durch die von der Pharyngealmuskulatur ausgeübte starke Saugwirkung erklärt werden. Chemische Lösungsmittel würden übrigens wohl kaum genügend Zeit haben um auf die Gewebe des Beutetieres eine etwas stärkere Lösungswirkung auszuüben.

Hierzu kommt ausserdem noch, dass — wie WILHELMI mit Nachdruck hervorgehoben hat — die cyanophilen und erythrophilen Pharynxdrüsen sich kaum anders als durch ihre Lage und Mündungsweise von den cyanophilen bzw. erythrophilen äusseren Körperdrüsen unterscheiden lassen. Nimmt man nun mit WILHELMI an, dass die erythrophilen Zellen einen der Adhäsion dienenden Stoff produzieren, die cyanophilen dagegen ein Sekret, welches ein Zusammenkleben der Flimmerhaare verhindern und ihre Geschmeidigkeit erhöhen soll, so muss man den Pharynxdrüsen dieselbe Bedeutung beimessen.

Schliesslich habe ich noch die Einwirkung des Pharyngealsekretes auf die Nahrungsstoffe nach folgenden Methode untersucht.

Pharyngealröhren von 50 grossen Exemplaren *Dendrocoelum* wurden herauspräpariert und einige Minuten mit 3 kbcm aq. dest. + 1 Tropfen Chloroform behandelt. Nachdem sie hierdurch getötet waren, wurden sie sorgfältig mit Kieselgur zerstampft, extrahiert, darauf filtriert und das Filter nochmals mit 1 kbcm aq. dest. gespült. Das Filtrat (schwach opaleszierend) wurde auf 4 Präparatröhrchen verteilt:

- A. 1). 1 kbcm Pharynxextrakt + ein kleines Stück rohes Fibrin (gefärbt mit Boraxkarmin)
 2). „ „ „ + „ „ „ „ „ + einige Tropfen $\frac{1}{10}$ N. HCl.
 3). „ „ „ + „ „ „ „ „ + einige Tropfen $\frac{1}{10}$ N. Na₂CO₃.
 B. „ „ „ + etwas aufgelöstes neutrales Butterfett + einige Tropfen Lackmus.

Die Röhrchen standen zuerst einige Stunden in gewöhnlicher Zimmertemperatur und wurden, da sich keinerlei Veränderungen zeigten, in einen Thermostaten bei 36° gestellt. Nach 24 Stunden waren auch hier keinerlei Veränderungen eingetreten.

Ich habe dieselben Versuche mit *Polycelis nigra* gemacht, wobei 100 St. Pharyngealröhren isoliert wurden; doch auch in diesem Falle erzielte ich keinerlei Resultate. In einer Versuchsserie extirpierte ich den Pharynx von Tieren, die eine Woche vorher gehungert hatten, in einer anderen Serie von Tieren gerade während des Saugungsaktes. Statt Fibrin wurden auch Krebsmuskeln oder kleine Stücke von zerschnittenen Würmern (*Stylaria*) verwendet.

Der Pharynxextrakt reagierte neutral (Lackmus, Kongorot, Phenolphthalein). Wurmstücke, die mit Kongorot, Alizarin oder Neutralrot gefärbt waren, erfuhren keine Farbveränderung während des Aussaugungsaktes.

Die Versuche stützen somit den Schluss zu dem uns bereits die anatomischen und biologischen Erscheinungen geführt hatten. Man könnte diesen Schluss vielleicht so ausdrücken wie WILHELM: »Bezüglich der Pharynxdrüsen lässt sich somit in Summe sagen, dass sich unter ihnen keine als Speicheldrüsen zu deutende finden, dass sie vielmehr den beiden Körperdrüsenarten (morpho-, histo- und physiologisch) gleich sind.«

Etwas vorsichtiger könnte man hinzufügen, dass *das Pharyngealsekret keine proteolytischen oder lipolytischen Fermente zu enthalten scheint, wenigstens nicht in der Form, dass sie auf die Nahrungsstoffe während des oder nach dem Passieren durch die Pharyngealröhre in nennenswerter Weise einwirken können.*

C. Welchen Veränderungen wird die Nahrung im Darmlumen unterworfen?

Die Nahrungsmasse, die während des Saugaktes in den Darm kommt, ist bereits ziemlich fein zerteilt. Die Nahrungspartikel können somit direkt in die amöboiden Zellen aufgenommen werden. Durch wechselnde, nicht rhythmische, kleinere Kontraktionen werden sie vorher gleichmässiger auf die verschiedenen Darmzweige verteilt.

Ich fütterte *Dendrocoelum* mit mit Methylenblau gefärbten Würmerstücken; dadurch konnten die Verschiebungen der Nahrungsmasse im Darm durch die Präpa-

rierlupe leichter verfolgt werden. Ich fand, ebenso wie WILHELMI (1909 b, S. 25; *Procerodes lobata*), dass die Nahrung zuerst in den vorderen Hauptdarm gelangt, der dadurch recht bedeutend aufschwellen kann; bald jedoch wird sie — bereits während des Saugaktes — in den hinteren Hauptdarm hinabgepresst. Gleichzeitig oder etwas später werden auch die sekundären Divertikel angefüllt. Die Verteilung geschieht unter Einwirkung der Kontraktionen der Körpermuskulatur. Eine eigene Darmmuskulatur dürfte bei *Dendrocoelum lacteum* nicht vorkommen (vergl.

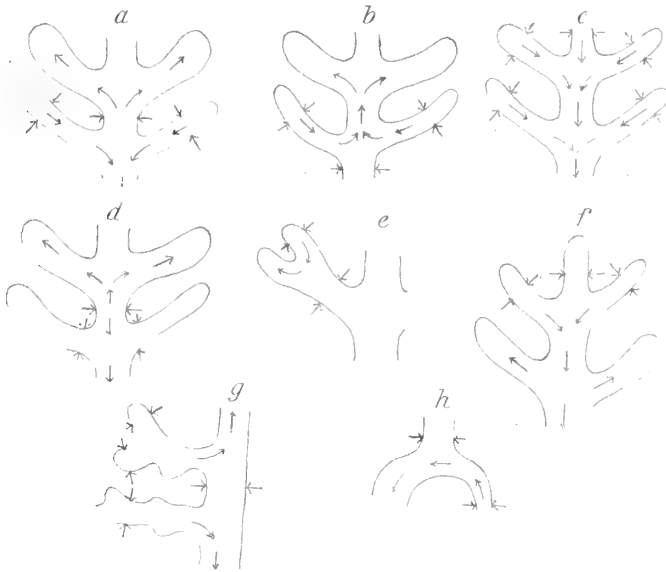


Fig. 2.

Druckverschiebungen der Nahrungsmassen im Darm von *Dendrocoelum lacteum* (Unter der Präparier-Lupe gezeichnet). — *a-f* von dem Vorderdarm, *g* von dem linken Hinterdarm, *h* von der Verzweigungsstelle der drei Tricladendärme. — Die im Darm eingetragenen Pfeile geben die Richtungen an, in welche die Nahrungsmassen verschoben wurden; die Pfeile um den Darm markieren, auf welche äusseren, auf dem Darm gleichzeitig ausgeübten Druckwirkungen der Körpermuskulatur die Verschiebungen zurückgeführt werden können.

S. 15). Die beigelegten schematischen Zeichnungen geben eine Vorstellung davon, auf welcher verschiedenen Art die Nahrungsmassen gepresst werden können. Es ist klar, dass diese schwachen, nicht immer so deutlichen Kontraktionen eher eine gleichmässige Verteilung der Nahrungsmasse auf die vielen Darmzweige als ein Zerkneten der grösseren Nahrungspartikel bezwecken.

Man könnte auch daran denken, dass eine chemische Bearbeitung der Nahrung im Darmlumen vor sich gehe. Um uns jedoch hierüber bestimmter äussern zu können, müssen wir vorher das Verhalten des Darmepithels während der Verdauung näher kennen lernen.

D. Die Veränderungen des Darmepithels während der Nahrungsaufnahme.

Wenn die Nahrungsmasse in den Darm gelangt und ungefähr gleichmässig auf die Divertikel verteilt ist, ist das Darmlumen anfangs bis auf sein Maximum erweitert. Allmählich beginnen jedoch die amöboiden Darmzellen sich mit Wasser und den darin gelösten, leicht diffundierenden Stoffen des Darminhaltes zu füllen. Hierbei vergrössert sich ihr Volumen beträchtlich, wie aus beigefügter Tabelle (Tab. I.) hervorgeht.

Wie ersichtlich vollzieht sich die Vergrösserung des Volumens ziemlich schnell und erreicht ihren maximalen Betrag schon in einer Stunde nach der Fütterung. Diese einleitende Vergrösserung des Volumens ist zwar auch von der Phagoocytose fester Nahrungskörper abhängig; da aber die Darmzellen in meinen Versuchen zu dieser Zeit gewöhnlich nur wenige derartige Körper enthielten, so muss die Wasserimbibition als die eigentliche Ursache der Volumenvergrösserung betrachtet werden.

Man findet tatsächlich, dass herausgepresste amöboide Darmzellen von den Hungertieren sowohl als von soeben gefütterten Tieren in Wasser stark aufquellen. Einige Ziffern (etwas abgerundet), welche dieses Verhalten beleuchten, werden in der folgenden Tabelle (Tab. II) mitgeteilt.

TAB. II. **Quellung amöboider Darmzellen in Wasser.**

(An einer isolierten Zelle wurden die Veränderungen des Volumens durch Messung des Diameters in den angegebenen Zeitabständen untersucht.)

| Zeit | Hungertiere | | | Gefütterte Tiere | | |
|------------------------------------|-------------|--------|---------|------------------|-------|--------|
| | Ex. I. | Ex. II | Ex. III | Ex. IV | Ex. V | Ex. VI |
| Soeben ausgepresst | 23,5 | 21 | 21,5 | 29 | 27,5 | 37,5 |
| Nach 5 Min. | 25,5 | 25 | 22,5 | 32,5 | 30 | 41,5 |
| » 10 » | 27 | 26 | 23 | 36,5 | 32 | 44 |
| » 15 » | 28 | 26 | 23,5 | 38 | 34,5 | 47 |
| Relat. Vol.-vergr. in 15 Min. | 71 % | 90 % | 31 % | 125 % | 97 % | 97 % |

Besonders stark ist die Volumenvergrösserung bei den Darmzellen der eben gefütterten Tiere. Dies dürfte auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Man könnte z. B. an Veränderungen im physiologischen Zustand der Darmzellen, wenn sie in Verdauungsthätigkeit treten (herabgesetzte Oberflächenspannung; s. unten), an den Quellungsdruck der aufgenommenen Nahrungskörper u. s. w. denken.

Es ergibt sich aus der Tab. I, dass nur die amöboiden Darmzellen, nicht aber die Körnerkolben, diese starke Volumsvergrösserung bei der Aufnahme der Nahrung

erfahren. Auch an Schnittpräparaten von gefütterten Tieren kann man keine Volumsvergrößerung der Kolbenzellen beobachten. Im Wasser schwellen diese Zellen wohl auch etwas an, jedoch lange nicht so stark wie die amöboiden Zellen. Im Gegensatz zu den letzteren zerfliessen die Körnerkolben gern bei der Schwellung (gewöhnlich in ca 5 Min.). Es ist dieser Umstand von einem gewissen Interesse, da er eine annehmbare Erklärung für die Entleerungsprozesse des Sekretes gibt. Schon eine geringe Schwellung durch Wasserimbibition würde hinreichend sein, um die Zelle zum Bersten zu bringen. Die in der intakten Kolbenzelle distal angehäuften Sekretropfen werden hierbei in das Darmlumen oder das umgebende Darmsyncytium ausgepresst. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass auch andere Kräfte bei dem Entleerungsprozess mitwirken; über ihre Natur zu spekulieren ist aber wohl zwecklos.

Die Vergrößerung des Volumens muss eine Verlängerung der intakten amöboiden Darmzellen verursachen. Diese beginnen somit das Darmlumen zu durchsetzen, was auch an Schnittpräparaten von gefütterten Tiere leicht beobachtet werden kann. Da indessen die frühesten Stadien während der Nahrungsaufnahme sich nicht vorteilhaft fixieren lassen, so kann man auf Grund von Schnittpräparaten allein keine Vorstellung davon erhalten, wie stark die einleitende Wasserimbibition ist; später tragen auch die aufgenommenen Nahrungskörper dazu bei das Volumen der Zellen zu vergrössern.

Gleichzeitig hiermit verändert das Epithel seinen ursprünglichen Charakter. Die die Nahrung aufnehmenden Zellen zeigen in isoliertem Zustande (im Wasser) oft deutliche amöboide Bewegungen. So scharf abgesetzte, lang hervorstehende und unregelmässige Pseudopodien, wie ST. HILAIRE sie zeichnet (l. c., T. 8. Fig. 11), habe ich zwar bei isolierten Darmzellen von *Dendrocoelum* niemals beobachtet. Es ist jedoch leicht möglich, dass derartige Pseudopodien vorkommen, wenn die Zellen in situ liegen. Bei der Isolierung liegen die Darmzellen in einer sie von allen Seiten umschliessenden, gleichförmigen Flüssigkeit, ein Umstand, der kaum dazu angetan ist die lokalen Veränderungen in der Spannung der Oberfläche hervorzurufen, die nach RHUMBLER die Voraussetzung für jegliche amöboide Bewegung sind. Pseudopodienbildungen bei Amöben werden nach RHUMBLER (vergl. BIEDERMANN 1911) durch die Herabsetzung der Oberflächenspannung ausgelöst, die dann eintritt, wenn ein fester Körper mit der klebrigen Ektoplasmaschicht der Amöbe in Berührung kommt. Je grösser die Berührungsfläche zwischen den adhärierenden Körpern und den Zellen ist, desto leichter werden die ersteren von den von den Zellen ausgehenden Pseudopodien umflossen. Die Voraussetzung für eine rege Pseudopodienbildung ist bei den intakten Darmzellen bedeutend günstiger als bei den isolierten Zellen, besonders wenn das Darmlumen mit Nahrungskörpern erfüllt ist. Dazu trägt vielleicht auch die zuerst eintretende starke Wasserimbibition in den Darmzellen bei; diese muss die Ektoplasmaschicht der Zellen in einen dünnflüssigeren Zustand bringen.

Neben der Anschwellung infolge der Wasserimbibition und den Pseudopodienbildungen haben wir schliesslich noch ein drittes Moment in der Veränderung der

Darmzellen zu beachten — die Syncytienbildungen. Bereits an einem gewöhnlichen Schnittpräparat durch eine triclade Turbellarie fällt es auf, wie unklar die Zellgrenzen im Darmepithel sind. Noch weniger distinkt sind die Darmzellen bei Tieren, die während der Verdauung untersucht werden. Es ist wahrscheinlich, dass die Ektoplasmaschicht, mit welcher die Zellen aneinander grenzen, während der Verdauung aufgelöst wird. Das Darmepithel geht, mit anderen Worten, in ein Syncytium über. Doch damit nicht genug! Durch die Verlängerung der Epithelzellen (siehe oben) dringen diese mit ihren freien Enden oder Pseudopodien überall zwischen die Nahrungspartikel ein; das ursprüngliche Darmlumen wird verkleinert. Während dieser Prozesse müssen verschiedene Zellen oder ihre Plasmaausläufer notwendigerweise mit einander in Berührung kommen und verschmelzen. Das Darmlumen wird von Plasmabrücken durchzogen. Durch diese umfassende Syncytisierung der amöboiden Darmzellen erhält der Darm im Schnitt das Aussehen eines Netzwerkes, in dessen Lücken die Nahrungspartikel eingeschlossen sind. Wo diese Prozesse am weitesten fortgeschritten sind, gibt es, mit anderen Worten, kein Darmlumen mehr. Die Syncytienbildung kann jedoch mehr oder weniger vollständig sein. Wo der Abstand zwischen den Zellen grösser ist, kann sie natürlich nicht denselben Umfang annehmen wie dort, wo die Zellen nahe aneinander stossen. Aus diesem Grunde findet man oft das Lumen der Hauptdärme offen oder nur in geringem Masse von Plasmabrücken durchzogen, während das Epithel der Divertikel typische Syncytiumnetzwerke bildet. Da nun der grössere Teil der Nahrungsmasse in den Divertikeln aufbewahrt wird, so muss die Syncytiumbildung als ein für den Verdauungsprozess besonders wichtiges Moment angesehen werden. Sie ist, meiner Meinung nach, viel zu wenig beachtet worden. Dass sich die Zellen während der Fütterung vergrössern, Pseudopodien aussenden und dadurch das Darmlumen völlig zum Verschwinden bringen, hat bereits METSCHNIKOFF (1878, S. 389) gefunden. Bei den Cölenteraten, z. B. *Praya*, konnte er auch Plasmodienbildungen durch Verschmelzung der Darmzellen beobachten. Es ist nicht ersichtlich, ob ST. HILAIRE dieselbe Erscheinung bei *Dendrocoelum* bemerkt hat. Die Pseudopodien hat er jedenfalls beschrieben und man liest deshalb nachstehende Zeilen seiner Darlegung (S. 194) mit einem gewissen Erstaunen: »Dass die Zellmembran der Darmzellen bei Planarien zweifellos deutlich vom Plasma gesondert ist, sieht man, wenn das Zellplasma unter dem Einfluss des Wassers (! Ref.) oder anderer Reagentien zu schrumpfen beginnt. Dann erscheint deutlich eine durchsichtige, strukturlose Membran. Sie ist allerdings sehr dünn, aber in ihrem Bau deutlich vom Plasma unterschieden. Zu guter Letzt ist ja ihre Existenz in Form einer besonderen Schicht eine theoretische Forderung» (! Ref.). Offenbar ist das, was ST. HILAIRE als Zellmembran betrachtet, identisch mit der Ektoplasmaschicht. Wie ich festgestellt habe, unterscheidet sich diese indessen nur durch etwas grössere Dichte und durch das Fehlen von Körnern und Vakuoleneinschlüssen von dem Endoplasma. Eine deutliche Grenze zwischen dem Ekto- und Endoplasma gibt es nicht; sie gehen allmählich in einander über. Aus diesem Grunde und weil die Ektoplasmaschicht äusserst dünn ist, ist es so schwer, die

Grenzen zwischen den Darmzellen im Schnitt zu ziehen. Aus denselben Gründen kann das Ektoplasma so leicht die Eigenschaften des Endoplasmas erhalten und die verschiedenen Zellen können somit übereinander fließen. Auch mit Hilfe von hypertotonischen Salzlösungen ist es mir nicht gelungen eine besondere Membran bei den Darmzellen nachzuweisen. Dass diese im Wasser nicht schrumpfen sondern vielmehr sehr beträchtlich schwellen habe ich im Vorigen schon gezeigt.

Die Syncytienbildung kann man auch oft beobachten, wenn man ein Stück eines eben gefütterten *Dendrocoelum* leicht auseinanderpresst. Unter den grösseren und kleineren Plasmaportionen, die eingeschlossene Nahrungsstoffe enthalten, findet man mitunter Ansammlungen von Zellen, die mehr oder weniger durch Plasmafortsätze zusammenhängen.

Das Darmepithel hat also seine Fähigkeit, sich die fremden Nahrungspartikel einzuverleiben, grösstenteils der Syncytienbildung zu verdanken. ST. HILAIRE berührt in seiner Abhandlung das Syncytienbildungsphaenomen überhaupt nicht. Er scheint anzunehmen, dass die Darmzellen im Grossen und Ganzen ihre Selbständigkeit beibehalten, dass sie die Nahrungskörper an ihrer freien Fläche festkleben und durch Aussendung von Pseudopodien dieselben in das Plasma hineinziehen. Ein einfacher Versuch zeigt jedoch, dass die Inkorporierung der Nahrungspartikel nicht ausschliesslich durch die Fähigkeit der Darmzellen Pseudopodien auszuschicken erklärt werden kann. Wenn man *Dendrocoelum* mit in Stärkemehl gerollten Würmern füttert und den ausgepressten Darminhalt ungefähr 24 Stunden nach der Fütterung untersucht, so kann man oft Darmzellen finden, die ein oder mehrere Stärkekörner enthalten. Ich habe kleine Stücke der so gefütterten Tiere abgeschnitten, die Grösse aller im Presspräparat gefundenen — also nicht besonders ausgesuchten — stärkehaltigen Zellen, so wie deren Stärkekörner gemessen und auf diese Weise recht beleuchtende Relationszahlen gefunden¹. Zwei solcher Relationsserien gebe ich hier an: I. von einem jungen Exemplar, II. von einem älteren Exemplar. (Die Länge der Stärkekörner wurde als Einheit (100) gewählt.)

I. 100 : 240, 100 : 254, 100 : 223, 100 : 270, 100 : 106 (!), 100 : 176, 100 : 269

II. 100 : 145, 100 : 209, 100 : 124, 100 : 171, 100 : 174, 100 : 100 (!), 100 : 149.

Ich halte es für unmöglich, dass die unerhörte Inkorporierungsfähigkeit ausschliesslich durch Phagozytose erklärt werden könne. Damit eine solche Darmzelle auf phagozytärem Wege einen fremden Körper, bisweilen fast in der Grösse ihres eigenen Volumens, aufnehmen kann, muss sie wie eine Amöbe den fremden Körper vollständig umfliessen können. Aber in ihrer Eigenschaft als Epithelzelle besitzt sie hierzu nicht die nötige Selbständigkeit; und in der Tat kann sie die Partikel nur mit einem geringen Teil ihrer Fläche umfliessen. Verschmelzen dagegen mehrere Darmzellen, wenigstens in ihren distalen Teilen, so erhalten sie eine Ober-

¹ Man muss natürlich eine Stärkesorte mit hinreichend grossen Körnern benutzen; ich habe mit Kartoffelstärke gearbeitet.

flächenvergrößerung, welche das Aufnehmen auch verhältnismässig grosser Körper ermöglicht.

Es ist klar, dass die Bedeutung der Syncytienbildung in erster Linie darin zu suchen ist, dass durch sie auch grössere Nahrungskörper direkt in das Epithel aufgenommen werden können. Dieser muss von um so grösserem Wert sein, je weniger entwickelt die extrazelluläre (extraplasmatische) Verdauungsfähigkeit ist, das heisst, je weniger wirksam die Digestionsenzyme sind, die vielleicht im Darmlumen vorkommen. Wir werden hierauf in einem späteren Zusammenhange zurückkommen.

Die Veränderungen, die das Darmepithel während der Nahrungsaufnahme erfährt, sind somit dreierlei Art:

1. *Schwellung und Verlängerung der einzelnen Zellen infolge stärkerer Wasserimbibition.*
2. *Verstärkung der amöboiden Bewegungstätigkeit im Zusammenhang mit Phagocytose.*
3. *Syncytienbildung.*

Diese drei Phasen verlaufen indessen nicht successiv in bestimmten Zeitabständen, sondern greifen in einander und spielen sich gewöhnlich so schnell ab, dass bestimmten Grenzen zwischen ihnen nicht gezogen werden können.

Wir haben gesehen dass ST. HILAIRE ausschliesslich die phagocytäre Thätigkeit als Erklärung der Fähigkeit der Darmzellen feste Körper aufzunehmen in Betracht zieht. Alle Nahrungskörper, die in die Darmzellen aufgenommen werden, sollten seiner Meinung nach vorher vom Ektoplasmaschicht der Pseudopodien umgeben und nachher in die Zellen hineingezogen werden. Er stellt somit den Schluss auf, »dass die vom Plasma aufgenommenen Fremdkörper stets von einer besonderen Plasmaschicht umgeben sind, auch dann, wenn keine Vakuole zu sehen ist« (l. c., S. 197).

Nach meinen vorübergehenden Ausführungen über die Veränderungen der Darmzellen bei der Nahrungsaufnahme kann dieses kaum richtig sein. Wir fanden, dass die Ektoplasmaschicht der einzelnen Zellen sich unter Syncytienbildungserscheinungen auflöst, dass das Plasma die Nahrungspartikel umfließt und Brücken bildet, die das Darmlumen durchziehen. In diesen Plasmasträngen kann man offensichtlich das Ektoplasma nicht mehr vom Endoplasma unterscheiden. Dieses bedeutet, mit anderen Worten, dass die direkte Lagerung der Nahrungskörper im Plasma nicht wie ST. HILAIRE annimmt, eine scheinbare, sondern eine wirkliche ist. Man braucht nicht unbedingt anzunehmen, dass sie von einer besonderen Ektoplasmaschicht umgeben sind. Auch wenn es möglich wäre eine hyaline, körnerfreie Schicht um die Nahrungskörper nachzuweisen, so brauchte dieselbe deshalb noch nicht unbedingt ektoplasmatischer Natur zu sein. Sie könnte sich durch Differenzierung des umgebenden Endoplasmas gebildet haben. Derartige Fragen lassen sich natürlich nur durch Untersuchung des Modus der Inkorporierung der Nahrungskörper beantworten und haben übrigens meiner Meinung nach für die Erfassung des eigentlichen Verdauungsprozesses nur eine nebensächliche Bedeutung.

Nachdem die Nahrungskörper in das Syncytium aufgenommen sind, beginnt allmählich eine Rekonstruktion der ursprünglichen Verhältnisse des Epithels. Die Plasmabrücken, die das Darmlumen durchziehen, bersten und die Ausschüsse mit den eingeschlossenen Nahrungspartikeln werden in das Epithel einbezogen. Andere Teile des Syncytiums verbleiben im Lumen, das nun wieder hervortreten beginnt und werden zusammen mit den Nahrungsresten, die nicht in das Epithel einbezogen wurden, bei der ersten Defäkation abgeführt. Diese tritt in der Regel 20—30 Stunden nach der Nahrungsaufnahme ein. Die Zellgrenzen im epithelialen Syncytium beginnen wieder hervortreten — ein Prozess, der bei den Heliozoen seine Analogie findet, wo zwei oder mehrere Individuen bei der Nahrungsaufnahme verschmelzen können, um sich nachher wieder zu trennen (vergl. BIEDERMANN 1911, S. 287—88).

Eine nähere Analyse der Zellenrekonstruktion aus dem Syncytium lässt sich nicht durchführen. Man kann jedoch nachweisen, dass die Höhe des Epithels und das Volumen der einzelnen Zellen geringer werden (vergl. Tab. I.), ein Umstand, der auf Wasserabgabe beruhen muss. Wahrscheinlich werden die Zellgrenzen auch bei der stärksten Syncytienbildung nicht völlig aufgelöst, sondern sind, wenn auch nur schwach markiert, in den basalen Teilen des Epithels, die nicht direkt an der Inkorporierung der Nahrungspartikel teilnehmen, vorhanden. Möglicherweise geht die Rekonstruktion der Zellgrenzen (eigentlich der Ektoplasmaschicht der einzelnen Zellen) von diesen basal zurückgebliebenen Scheidewänden aus. Man darf jedoch diesen Rückbildungsprozessen keine zu grosse Bedeutung beimessen, da auch bei hungern-den Tieren die Zellgrenzen, wie erwähnt, oft sehr undeutlich sind und die Zellen hier und da sogar in einander fliessen, besonders in den distalen Teilen.

E. Die intraplasmatische Verdauung¹.

Gewöhnlich pflegt man einen Verdauungsprozess, der ausserhalb oder innerhalb der Zellen vor sich geht, als extra- bzw. intrazellulär zu bezeichnen: wenn die Verarbeitung der Nahrung in einem Syncytium (Plasmodium) geschieht, so spricht man von einer intraplasmatischen Verdauung. Die Verdauung der Turbellarien (ausgenommen die Acölen) hat man allgemein als in der Hauptsache intrazellulär aufgefasst. Wie wir gesehen haben, ist diese Auffassung jedoch kaum vollkommen richtig. Die Nahrungsaufnahme und wenigstens ein Teil der Nahrungsbearbeitung geschieht in einem Syncytium. Ob nun die Verdauung in einer einzelnen Zelle oder in einem Verschmelzungsprodukt mehrerer Zellen (einem Plasmodium) vor sich geht, so sind die Nahrungskörper im Protoplasma eingeschlossen. Ich halte die Bezeichnung intraplasmatisch für das Richtigste bei solchen Verdauungsprozessen, von denen man bloss sagen will, dass sie *innerhalb* des Plasmas vor sich gehen.

¹ Bei ST. HILAIRE findet man zahlreiche sehr gute und schöne Abbildungen, welche zur Beleuchtung der intraplasmatischen Verdauung dienen. Ich habe daher meine eigenen Abbildungen auf nur einige wenige beschränkt (Fig. 1) und weise im übrigen auf die Arbeit ST. HILAIRE'S hin.

Man findet die aufgenommenen Nahrungskörper in Vakuolen eingeschlossen oder direkt vom Protoplasma umschlossen. ST. HILAIRE hat beide Fälle beobachtet. Die Nahrungskörper können nach ST. HILAIRE im Endoplasma ein verschiedenes Schicksal haben. »Entweder bleiben sie einfach im Plasma liegen oder sie verschmelzen mit irgend welchen Plasmaelementen.»

Im ersteren Falle werden die aufgenommenen Körper langsam verändert oder, wenn sie unverdaulich sind, abgesondert. Diese Verdauungsart ist somit bloss von geringer Bedeutung. Im anderen Falle liegen die aufgenommenen Körper nicht direkt im Plasma sondern in Bläschen. Solche Bläschen bilden sich dadurch, dass die Nahrungskörper sowohl untereinander als auch mit gewissen Plasmaelementen verschmelzen. Diese Plasmaelementen spielen in den Ausführungen ST. HILAIRE'S eine grosse Rolle. »Diese sind entweder durchsichtige gefärbte und ungefärbte Bläschen oder Eiweisskörner. Im ersten Falle entstehen sehr grosse mit Flüssigkeit angefüllte Bläschen, in denen die Blutkörperchen sehr schnell verdaut werden. Im zweiten — feste Klümpchen, die sich kaum mehr verändern» (S. 229).

Nur dann, wenn die Nahrungskörper mit den gefärbten und ungefärbten Plasma-bläschen verschmelzen, bilden sich nach ST. HILAIRE Vakuolen, in denen die Nahrung vollständig verdaut werden kann. Die nähere Bedeutung dieser Bläschen spezifiziert er so: die ungefärbten Bläschen sind für die Vakuolenbildung selbst nötig (sie enthalten Wasser und osmotisch wirkende Stoffe), die mit Vitalfarbstoffen (z. B. Neutralrot) färbbaren Plasmabläschen wiederum sind Fermentträger, die die schnelle Verarbeitung der Nahrung in den Vakuolen bewirken.

Als Gegensatz zu dieser schnellen Verdauung kann man den Fall annehmen, wo die Nahrungsstoffe entweder direkt im Plasma liegen (ohne mit anderen Elementen zu verschmelzen) oder mit Eiweisskörnern verschmelzen. In beiden Fällen werden sie äusserst langsam verdaut.

Die Restitution der Plasmaelemente geschieht auf Kosten der in den Vakuolen verdauten Nahrungskörper. Auch durch Endosmose von gelöster Nahrung aus dem Darmlumen werden die Plasmaelemente vergrössert. Ihre Neubildung geht von äusserst kleinen Körnern im Plasma — den Mikrosomen — aus.

Das sind in Kürze die Vorstellungen, die ST. HILAIRE von der intraplasmatischen Verdauung entwickelt. Wir werden im Nachstehenden einige der wichtigsten Punkte in seinen Ausführungen kritisch untersuchen.

1. Die Bildung der Nahrungsvakuolen.

ST. HILAIRE glaubt festgestellt zu haben, dass sich die Nahrungsvakuolen erst dann bilden, wenn die Nahrungskörper mit durchsichtigen farblosen oder färbbaren Plasmabläschen verschmolzen sind. Dass die farblosen Bläschen zur Vakuolenbildung nötig sind, geht nach ST. H. daraus hervor, dass sich beim Fehlen dieser Bläschen der bei einer geringen Anzahl derselben im Plasma, keine Vakuolen um die Nahrungskörper bilden.

Wenn ein Zusammenhang zwischen der Vakuolenbildung und den farblosen Plasmabläschen wirklich existiert, was ja natürlich sehr schwer festzustellen ist, so glaube ich jedoch nicht, dass es nötig ist, sich diesen Zusammenhang in der Form von Verschmelzungsprozessen zwischen den beiden Elementen zu denken. Man kann sich dies einfacher auf die Weise vorstellen, dass die aus einem aufgenommenen Nahrungskörper herausdiffundierenden Stoffe eine stark konzentrierte Flüssigkeitsschicht um denselben gebildet haben. Das Wasser des umgebenden Protoplasmas wird dann auf rein osmotischem Wege von den gebildeten Nahrungsvakuolen aufgesogen. Diese vergrössern sich so lange, bis der osmotische Innendruck in denselben nicht mehr stärker als der des Plasmas ist.

Ich glaube jedoch, dass die oft ausserordentlich starke Vakuolbildung nach der Nahrungsaufnahme kaum mit dem Vorkommen präexistierender Plasmabläschen verbunden ist. Statt dessen will ich die Aufmerksamkeit auf die starke Wasserimhibition richten, welche die Darmzellen bei der Nahrungsaufnahme erfahren. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass ein Teil dieses Wasserüberschusses zur Bildung der Vakuolen verwendet wird.

Bei diesem Prozess wirken sicher nicht nur osmotische Kräfte mit. Wie ich im Folgenden (S. 47) näher entwickeln werde, glaube ich, dass das Körnerkolbensekret hierbei von grosser Bedeutung ist. Da das Sekret an den Nahrungspartikeln anhaftet, so werden diese von einer Kolloidschicht umgeben, deren Quellungsdruck eine Flüssigkeitsansammlung um die Nahrungskörper veranlassen muss. Textfig. 1 e (S. 16) zeigt das Aussehen einer Darmzelle in den ersten Stunden nach der Fütterung mit Garnelenmuskeln und Karmin. Nebst frei im Plasma liegenden Muskelfasern beobachtet man eine Menge undurchsichtiger, lichtbrechender Tropfen oder Blasen, die im Aussehen und Farbenreaktionen oft sehr stark an die Sekrettropfen der Körnerkolben erinnern. Auf Schnittpräparaten findet man, dass diese Tropfen oft Nahrungskörper oder Karminkörner enthalten. In der folgenden Zeit verschwinden die Tropfen; statt dessen treten grössere und kleinere, flüssigkeitserfüllte Blasen mit Nahrungsresten auf (vergl. Textfig. 1 g). Es sind wohl diese Tropfen, die durch ihre Verschmelzung und Quellung die Vakuolen bilden.

Wie die Tropfen mit einander verschmelzen (vergl. Textfig. 1 f), so dürften sie auch mit frei im Plasma liegenden Muskelfasern und Karminkörnern verschmelzen. Freilich wird ein grosser Teil der letzteren unverändert bei der Defäkation ausgeschieden. Mehr selten geschieht es, dass Muskelfasern weder mit den Tropfen verschmelzen noch bei der Defäkation ausgeworfen werden sondern auch nach längerer Zeit ganz unverändert im Plasma liegen bleiben (Textfig. 1 g, M).

Ich glaube also, dass die Bildung der Nahrungsvakuolen nicht auf eine Verschmelzung von Nahrungskörpern mit ungefärbten Plasmabläschen zurückzuführen ist. Dagegen halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die mehr oder weniger ausgebildeten Nahrungsvakuolen miteinander verschmelzen und grössere bilden können; derartige riesige Vakuolen, wie sie in St. HILAIRE'S Arbeit z. B. auf Fig. 35 und 40 abgebildet sind, kann man sich als auf solche Weise entstanden denken. Möglicherweise können

die Nahrungsvakuolen mit farblosen Plasmabläschen auch sekundär verschmelzen, doch ist das, wie bereits angeführt, für die eigentliche Vakuolenbildung nicht ausschlaggebend.

Die andere Art von Plasmaelementen, die nach ST. HILAIRE mit den Nahrungskörpern verschmelzen soll, besteht aus den färbaren Bläschen. Diese sollen jedoch nicht die eigentliche Vakuolenbildung verursachen, sondern vielmehr Träger des Fermentes sein, durch das die Verdauung in den Vakuolen zu Stande kommt. Es dürfte deshalb angebracht sein, die Frage ihrer eventuellen Bedeutung im Zusammenhang mit nachstehenden Ausführungen zu behandeln.

2. Vollzieht sich die intraplasmatische Verdauung unter einer sauren oder alkalischen Reaktion?

Die Reaktionsverhältnisse der Nahrungsvakuolen sind auf verschiedene Weise ausgelegt worden, wie schon in Kürze hervorgehoben wurde (vergl. S. 10).

METSCHNIKOFF (1901) fütterte Planarien mit Blut, das mit Lackmuspulver vermischt war. Die meisten Körner veränderten im Darm ihre blaue Farbe nicht, »mais une petite quantité seulement de tournesol bleu change de couleur et prend une teinte violet-clair« (S. 56). Die Reaktion wäre somit ungefähr neutral—schwach sauer. Wenn man die Darmzellen mit einer 1 % (! Ref.) Lösung von Neutralrot behandelt, so färben sich die Darmzellen lebhaft rot. Diese Färbung deutet auf eine saure Reaktion »plus faible cependant que chez les paramécies et beaucoup d'autres protozoaires«¹.

ST. HILAIRE äussert eine etwas abweichende Ansicht. Bei Fütterung mit Dottergelb gemischt mit Kongorot erhielt er keine Farbenveränderung, die auf eine saure Reaktion hinwies. Auch eine Fütterung mit Kongorot oder Alizarinsulphonsäure in Blut ergab keinerlei Resultat. Vom Neutralrot wurden die Nahrungsvakuolen nicht wie bei saurer Reaktion purpurrot gefärbt; dagegen konnten verschiedene andere Plasmabläschen in wechselnden Nüancen von bräunlich bis purpurrot gefärbt werden. Schliesslich sagt er: »So kann ich also bestätigen, dass die Verdauung in den Darmzellen der Turbellarien nicht in saurer Lösung vor sich geht« (S. 211).

ARNOLD hat die Reaktionsfrage der Nahrungsvakuolen nur kurz berührt. Er findet es wahrscheinlich »that the ingested material becomes impregnated by an acid fluid« (S. 215) und stützt sich darauf, dass die Leukocyten in den Nahrungsvakuolen von basischen Farbstoffen gefärbt werden.

LÖHNER (1916) glaubt festgestellt zu haben, dass die intrazelluläre Verdauung im Gegensatz zu der von ihm angenommenen eztrazellulären Vorverdauung unter saurer Reaktion stattfindet. Allerdings ergaben Versuche mit Kongorot und Alizarinsulphonat keine positiven Resultate, dagegen erzielte er mit Lackmus in Leukocyten-

¹ Auch MESNIL (1901) betont, dass die Darmvakuolen der Planarien — im Gegensatz zu den Darmvakuolen der Actinien — niemals eine deutlich saure Reaktion zeigen.

suspension eine schwach rotviolette Färbung des Darmes. Diese Farbenreaktion zeigte sich erst am nächsten Tage und sollte einer annähernden Steigerung der Wasserstoffionen-Konzentration von $(H) \approx 10^{-8}$ (d. h. alkalisch) auf $(H) = 7 \cdot 10^{-7}$ entsprechen. Er weist ausserdem auf eine Angabe ST. HILAIRE's hin, der festgestellt hat, dass die Blutkörper während der intrazellularen Verdauung von basischen Farbstoffen (Saffranin, Gentiana) gefärbt werden, während sie sonst von sauren gefärbt werden. LÖHNER erklärt dieses auf dieselbe Weise wie ARNOLD, dass heisst, in der Weise, dass die Blutkörper von der sauren Vakuolenflüssigkeit durchtränkt werden; sie erhalten somit saure Eigenschaften und zeigen deshalb eine Affinität den basischen Farbstoffen gegenüber.

Ich habe diese Versuche, die Vakuolenreaktion festzustellen, wiederholt, bin aber zu keinen sicheren Resultaten gelangt. Wenn man z. B. die Tiere mit Würmern, mit Lackmus oder Alizarin gemischt, füttert, so findet man nach der Fütterung, dass die festen Farbpartikel mitunter in Vakuolen zusammen mit Nahrungskörpern liegen. Ich habe jedoch nie beobachtet, dass die Farbstoffe sich in der Vakuolenflüssigkeit gelöst oder die Farbe verändert hätten. Durch Kongorot wird der ganze Darm hübsch rotgelb gefärbt. Auch die Nahrungsvakuolen färben sich auf dieselbe Weise; ein Umschlagen in violett oder blau habe ich nicht konstatiert. Wenn sich eine Säure wirklich vorfinden sollte, so muss sie demnach äusserst wenig dissoziiert sein. LÖHNER hat ja auch keine ausgesprochene saure Reaktion mit seiner Methode nachweisen können. Man muss jedoch eine prinzipielle Einwendung gegen seinen Versuch machen. Wenn der Indikator in einem Nährsubstrat gelöst wird (in diesem Falle Leukocytensuspension), so muss man auch damit rechnen, dass diese Veränderungen erleiden kann, bei denen schwach sauer reagierende Stoffe entstehen. Bei dem Versuche LÖHNER's trat die schwach rotviolette Färbung erst im Laufe des nächsten Tages auf und dieses stärkt natürlich bedeutend den Verdacht, dass der Reaktionsumschlag nicht auf einer Säureausscheidung im Plasma, sondern auf einer langsam eintretenden Veränderung im Nahrungssubstrat beruht.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind natürlich diejenigen Versuche, welche mit reinen Indikatoren gemacht werden, bedeutend beweiskräftiger. Leider kann man jedoch *Dendrocoelum* nicht, wie z. B. die Infusorien, dazu bewegen feste Indikatorpartikel allein aufzunehmen. Man darf übrigens nicht übersehen, dass Nahrungspartikel das Plasma zu einer eventuellen gesteigerten Säureproduktion reizen können. Weiter kommt man mit Vitalfarbstoffen, die gleichzeitig als Indikatoren, wie z. B. Neutralrot, dienen können. Neutralrot färbt die Vakuolen mehr oder weniger stark rot; irgend welche stärker hervortretende gelbe (basische Reaktion) oder violette (saure Reaktion) Nüancen machen sich jedoch kaum bemerkbar. Die Vakuolenflüssigkeit färbt sich indessen nur, so lange sie gelöste Nahrungsstoffe enthält und entfärbt sich in dem Masse, als diese resorbiert werden. Schliesslich sind nur die nicht digerierbaren Nahrungsrückstände gefärbt, während die Vakuolenflüssigkeit selbst wasserklar ist (vergl. Fig. 1 g, *Vak*₃ und *Vak*₄; vergl. auch bei ST. HILAIRE Fig. 88—91 mit 98, 118). Wenn man deshalb ausgepresste Darmzellen vital mit Neu-

tralrot färbt, wird man finden, dass die älteren Vakuolen, mit Ausnahme der festen Nahrungsreste oder Konkremente, sich nicht färben, sogar wenn man ziemlich starke Farblösungen anwendet (vergl. ST. HILAIRE Fig. 40, 64, 112 u. s. w.). *Der Inhalt der Vakuolen färbt sich durch Vitalfarbstoffe ausschliesslich dank den fremden Nahrungssubstanzen so intensiv.*

Die Verwendung von Farbstoffen, vitalen oder nicht vitalen, hat somit ihre Nachteile. Es ist jedoch sicher, dass *in der Vakuolenflüssigkeit nur äusserst geringe Mengen freier H- oder OH-Ionen vorkommen können.* Das erstere geht auch daraus hervor, dass man in den Vakuolen sehr oft Bakterien trifft. Diese können besonders die älteren Vakuolen vollständig ausfüllen. Auch ARNOLD hat eine starke Vermehrung der Bakterien, sowohl in den Darmzellen, als auch im Darmlumen festgestellt, so dass bei zwei Planarien, die 118 Stunden nach der Fütterung getötet worden waren, »they were extremely numerous» (S. 216). Er deutet sogar auf die Möglichkeit hin, dass wir hier »the indication of the formation of a definite intestinal bacterial flora» haben könnten. ST. HILAIRE hat Mikrogameten einer Coccidie in den Vakuolen der Darmzellen bei *Dendrocoelum* beobachtet und berichtet, dass er gesehen habe, wie sie energische Bewegungen ausführten (S. 196).

Es unterliegt auch keinem Zweifel, dass die Nahrungsvakuolen den für die Infusorien so charakteristischen Reaktionsumschlag von saurer zu alkalischer Reaktion nicht zeigen. Wie bekannt vollzieht sich die Verdauung bei diesen Tieren in den Nahrungsvakuolen bei eintretender alkalischer Reaktion. Nach allem zu schliessen hat die Vakuolenflüssigkeit der Planarien dieselbe Reaktion wie der Plasmasaft. Es ist übrigens zweifelhaft, ob eventuelle kleine Abweichungen für die Verdauung irgendwelche Bedeutung haben können.

3. Die Veränderungen der Nahrungskörper in den Vakuolen.

Die Verdauung der Nahrungskörper in den Vakuolen soll nach ST. HILAIRE sehr schnell vor sich gehen und zwar soll dies auf der Anwesenheit kräftig wirkender proteolytischer und lipolytischer Enzyme beruhen.

Da die Verdauungsgeschwindigkeit uns zeigen kann, ob die Enzyme eine mehr hervortretende Rolle bei der Verdauung spielen, so ist es von grossem Interesse festzustellen, wie schnell sich die Veränderungen im Aussehen der Nahrungskörper zeigen und was für Veränderungen dieselbe durchmachen.

Eine ganze Reihe von ST. HILAIRE's eigenen Versuchen über die vakuolare Verdauungsgeschwindigkeit steht in starkem Widerspruch zu seinen allgemeinen Schlussfolgerungen. Diese Versuche zeigen, dass die vakuolare Verdauung recht lange dauern kann. So fanden sich z. B. noch 15 Tage nach einer Fütterung mit Rinderblut in einer beobachteten Zelle 4 Blutkörperchen, deren Konturen deutlich zu unterscheiden waren (Seite 216; T. 12, F. 106). Auch andere Beispiele aus seiner Arbeit lassen sich anführen: T. 10, F. 45 und T. 9, F. 40 zeigen 2 Darmzellen $\frac{1}{4}$ Stunde bzw. 48 Stunden nach einer Fütterung mit Hühnerblut. Im ersten Falle

enthält die Darmzelle zwei unveränderte Blutkörperchen in einer mittelgrossen Vakuole, im anderen Falle eine Sammlung aggregierender Blutkörperchen in einer riesigen Vakuole. Auch hier hat somit keine Lösung stattgefunden und die Blutkörperchen, die vor 48 Stunden verfüttert wurden, unterscheiden sich von den vor $\frac{1}{4}$ Stunde verfütterten kaum durch etwas anderes als ihr Zusammenschrumpfen. Wenn man weiterhin die Darmzellen auf T. 12, F. 88, 90—91 mit Fig. 98 vergleicht, so ist es, wie St. H. selbst hervorhebt (S. 216), schwer, irgend welche Veränderungen bei den eingeschlossenen Blutkörperchen zu entdecken. Die zuerst genannten drei Figuren wurden $3\frac{1}{2}$ Stunden, die letztere 7 Tage nach der Fütterung mit Rinderblut gezeichnet. Die Blutkörperchen sind stark zusammengeschrumpft, im $3\frac{1}{2}$ Stunden-Stadium sind die Vakuolen mit einer schwach rötlichen Flüssigkeit gefüllt, im 7 Tage-Stadium — wieder völlig farblos.

Das kurz nach der Aufnahme eintretende Zusammenschrumpfen der Blutkörperchen dürfte vielleicht ebenso wie die Vakuolenbildung auf dem Quellungsdruck der kolloiden Sekretnschicht um den Nahrungskörper herum beruhen; die Färbung der Vakuolenflüssigkeit beruht offenbar auf einer teilweisen Diffusion des Hämoglobins. Dies letztere hängt damit zusammen, dass die Blutkörperchen plasmolysiert sind; wie St. HILAIRE (S. 198) erwähnt, färben sich z. B. die Kerne in Vogelblutkörperchen gleich nach deren Aufnahme in die Darmzellen stark mit Vitalfarbstoffen, was er, und sicher mit Recht, als Zeichen des Absterbens ansieht. Auch nicht in Vakuolen eingeschlossene Blutkörperchen haben indessen stark färbare Kerne. Somit werden also die Blutkörperchen bereits bei der Inkorporierung geschädigt, vielleicht durch toxisch wirkende Stoffe im Plasma. Man kann nicht sagen, dass die Vakuolenflüssigkeit irgend welche speziell zerstörende Wirkungen dem Plasma gegenüber voraussetzt.

Nach St. HILAIRE (S. 211) soll sich das Hämoglobin unter der Einwirkung der Vakuolenflüssigkeit in Eiweiss und Farbstoff spalten. »Das Erstere verwandelt sich in die weiteren Verdauungsprodukte, während das Hämatin ausgeschieden wird» (S. 211). LÖHNER hat diese Angabe näher geprüft. Bei seinen Versuchen stellte er fest, dass das Blut bei der Verdauung gewisse ausgeprägte Farbenveränderungen erlitt. Die rote Hämoglobinfarbe wurde sehr bald durch eine braune ersetzt (am lebhaftesten während des zweiten Tages) und einige Tage später waren die Tiere durch die Defäkation völlig entfärbt. Bei Untersuchung der gefütterten Tiere im Kompressorium mit einem Mikrospektroskop zeigte sich die ganze Zeit über ein deutliches Oxyhämoglobinspektrum. Ebenso zeigte ein Wasserextrakt der Tiere, sowie das nach der Defäkation etwas gefärbte Aussenwasser ein Oxyhämoglobinspektrum. Die braune Farbe wird somit nicht durch irgend ein Spaltungsprodukt des Hämoglobins hervorgerufen. Sie deutet, nach LÖHNER, auf die Anwesenheit von stabilen Oxidationsprodukten des Hämoglobins (Methämoglobin, Acidhämoglobin) hin, deren Spektra mit dem Oxyhämoglobinspektrum fast übereinstimmen. In keinem Falle findet somit irgend eine Zerteilung des Hämoglobins statt. »Es werden demnach offenbar nur die Eiweisskörper des Serums und Stromas ausgenützt, nicht aber die

Globinkomponente des Farbstoffes». Wenn sogar ein so leicht zerteilbarer Eiweissstoff wie Hämoglobin von der Vakuolflüssigkeit nicht angegriffen wird, so kann man begründete Zweifel hegen, dass das Stroma der Blutkörperchen ausgenützt wird. ARNOLD sagt auch: »The digestion of the red corpuscles takes place very slowly. Even ninety-six hours after feeding (Fig. 8) they may be seen intact in some vacuoles» (S. 214). Dieses wird, wie bereits früher erwähnt, auch durch ST. HILAIRE's Figuren bekräftigt. — Meine eigenen Beobachtungen über die Veränderungen der roten Blutkörperchen in den Nahrungsvakuolen gehen völlig in der angedeuteten Richtung. Da sie jedoch nichts wesentlich Neues, ausser dem bereits Gesagten, geben, so unterlasse ich es näher auf dieselben einzugehen.

Wenn die Eiweissstoffe der roten Blutkörper somit nur in geringem Masse von der Flüssigkeit der Vakuolen angegriffen werden, so zeigen sich jedoch in anderen Fällen deutlichere Zeichen einer Spaltung von festen Eiweisssubstanzen. Da die Planarien sich hauptsächlich mit Würmern, Crustacéen u. a. niederen Tieren ernähren, so kann man vermuten, dass die Gewebe dieser Tiere leichter als die roten Blutkörper von der Flüssigkeit der Vakuolen verdaut werden. Tatsächlich scheint es sich auch so zu verhalten. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass die Verdauung, auch wenn es sich um die Muskelzellen eines Wurms oder eines Krebstieres handelt, ziemlich langsam vor sich geht. Sogar 2—3 Tage nach Fütterung mit z. B. Garnelenmuskeln kann man in den Darmzellen scheinbar ganz unveränderte Muskelfasern beobachten. Diese liegen indessen unmittelbar im Plasma eingeschlossen. In den Vakuolen aber sieht man jetzt gewöhnlich nur kleinere Reste von Muskelfasern. Da der Kot — auch bei vorher hungernden Tieren — grosse Mengen unveränderter Muskelfasern enthält, so scheint jedoch nur ein kleinerer Teil der von den Darmzellen aufgenommenen Muskelzellen verdaut zu werden.

Wir können also zusammenfassend erklären, dass die Fähigkeit der Darmzellen feste Eiweissstoffe zu lösen gewissermassen von der Art dieser Eiweissstoffe abhängt¹; dass die Lösung sich indessen nur sehr langsam abspielt, ja, bisweilen kaum nachzuweisen ist. Die Nahrungsvakuolen können daher nur sehr schwach wirkende proteolytische Fermente enthalten.

Kann die Flüssigkeit der Nahrungsvakuolen andere Nahrungsstoffe lösen? Ich habe die Fettverdauung in der Weise untersucht, dass ich die Tiere mit Mehlwurmfett gefüttert habe, welches mitunter mit ScharlachR gefärbt war. Die Fettröpfchen liegen oft sehr lange im Plasma ohne sich sichtbar zu verändern. ST. HILAIRE führt ein Beispiel an, wo ihre Verdauung nach fast einem Monate noch nicht abgeschlossen war. In anderen Fällen treten die Anzeichen der Verdauung bereits nach einem oder einigen Tagen auf. Die Fettröpfchen sind oft direkt im Plasma eingebettet. Ich habe, ebenso wie ST. HILAIRE, festgestellt, dass die Fettröpfchen von Neutralrot

¹ Ähnliche Unterschiede in der Verdaulichkeit ungleichartiger Eiweissstoffe hat MESNIL (1901) mit einem Extrakt aus Actinienfilamenten gefunden. Von Garnelenmuskeln vermag der Extrakt eine ca. vier mal grössere Menge zu lösen als von Vertebratenmuskeln, was nach M. davon abhängt, dass die letzteren ein Antiferment enthalten.

ursprünglich nicht gefärbt werden. Während des Spaltungsprozesses färben sie sich anfangs schwach diffus rot. Auf der einen Seite zeigt sich häufig ein sichelförmiger, dunkelroter Streifen, wohl das erste Zeichen der auftretenden Vakuole, die in der Folge das Fettröpfchen vollständig umgibt (vergl. ST. HILAIRE T. 13, F. 131). Das letztere färbt sich immer stärker. Beim Lösungsprozess kann man oft folgende auch von ST. HILAIRE beschriebene Erscheinung beobachten: Aus einem diffus schwach rotgefärbten Fettröpfchen dringen kleine intensiv vitalfärbbare Tröpfchen heraus, die zu unregelmässigen Massen zusammenfliessen können, während das ursprüngliche Fettkügelchen immer kleiner wird oder in kleinere Tröpfchen zerfällt (vergl. ST. H. T. 13, F. 143—44, 139, 140—42). Die Reste nach der Fettverdauung bestehen anfangs aus unregelmässigen Konkrementen, die nach einer Zeit in regelmässige, oft nadel- oder rhombusförmige Kristalle übergehen. Nach vorheriger Vitalfärbung mit Neutralrot treten die Fettreste oder Kristalle durch ihre intensive rote Farbe in den ungefärbten Vakuolen stark hervor. Wenn man die Tiere mit scharlachgefärbtem Fett füttert, so wird die Farbe gewöhnlich bei der Verdauung als unregelmässiges Kristallaggregat neben dem entfärbten Fettröpfchen ausgeschieden. Auch ringsum die Fettröpfchen, die direkt vom Plasma umgeben sind, kann man, wie ST. HILAIRE hervorhebt, nadelförmige oder sphärische Kristalle sehen.

Diese Tatsachen zeigen deutlich genug, dass *das Fett in den Nahrungsvakuolen wirklich verdaut wird*, gleichzeitig zeigen sie jedoch, dass *diese Verdauung ziemlich langsam stattfindet*. Wenn man ein ausgehungertes, praktisch genommen fettfreies *Dendrocoelum* mit Mehlwurmfett füttert, so wird man finden, dass sich die ersten Fettröpfchen im Parenchym erst nach einem oder einigen Tagen nach der Fütterung bilden (vergl. auch STOPPENBRINK 1905). *Die Vakuolenflüssigkeit kann somit keinerlei schnell wirkende lipolytische Fermente enthalten*.

Eine vakuolare Verdauung von Stärke haben weder ST. HILAIRE noch Verf. beobachtet. Die Tricladen leben ja auch nicht von Pflanzennahrung. Die Stärkekörner werden wahllos auf dieselbe Weise wie andere unverdauliche Partikel, z. B. Karmin u. s. w., im Plasma aufgenommen. In Vakuolen liegende Körner habe ich zwar nie gefunden; ST. HILAIRE aber sagt, dass er sie »manchmal auch in Bläschen« gesehen hat. Sie werden zum grössten Teil bei der ersten eintretenden Defäkation auf dieselbe Weise entfernt wie andere unverdauliche Partikel. Mit Jodjodkalium färben sie sich die ganze Zeit rein blau. Eine Reduktion der alkalischen Kupfersulfatlösung tritt nicht ein. — *Diastatische Fermente fehlen offenbar*.

4. Sind die vital färbbaren Bläschen Fermentträger?

Da die Verschmelzung mit den färbbaren Plasmabläschen, nach ST. HILAIRE, den Nahrungsvakuolen Verdauungsfermente zuführen soll, so müssen wir diesen Plasmaelementen einige Aufmerksamkeit widmen.

Wenn man Darmzellen z. B. mit Neutralrot vital färbt, findet man im Plasma eine grössere oder kleinere Anzahl gefärbter Bläschen von wechselnder Grösse, von

kaum sichtbaren bis zu solchen, die sich von den kleineren Nahrungsvakuolen kaum unterscheiden. Da nun auch diese sich oft färben, so ist es in der Tat häufig unmöglich eine Nahrungsvakuole von einem Plasmabläschen zu unterscheiden. Dies ist von gewisser Bedeutung, wenn es sich um die Auslegung der wirklichen Bedeutung der vitalfärbbaren Plasmabläschen handelt, auf die wir später zurückkommen werden.

ST. HILAIRE geht davon aus, dass diese vital färbbaren Bläschen mit den Nahrungsvakuolen verschmelzen. Beweise dafür fehlen jedoch vollständig. Er gibt selbst die einfachste Art an, auf die man die Sache prüfen könnte: »Wenn es gelänge, in den Darm einer Planarie zuerst die Farbe einzuführen, und dann Blut, um das Verhalten der gefärbten Bläschen zu den Nahrungsvakuolen zu beobachten, könnte vieles geklärt werden« (S. 200). Der Versuch hat jedoch den Erwartungen nicht entsprochen. »Ich habe versucht, derartige Experimente vorzunehmen, habe aber nur mit Fuchsin S. Resultate erhalten (Fig. 15). Die Farbe färbt viele und sehr verschiedene Bläschen im Plasma. Viele von ihnen enthalten einen körnigen Niederschlag. Nach der Einführung von Blut waren diese Niederschläge nie gleichzeitig mit Blutkörperchen anzutreffen — ein Beweis dafür, dass, wenn überhaupt eine Verschmelzung stattfindet, so nur mit ganz bestimmten Bläschen. Solch eine Vorfärbung mit Neutralrot und Methylenblau ist unmöglich« (? Ref.).

Da somit aus dem Versuch ein Zusammenhang zwischen der Färbung der Nahrungsvakuolen und den färbbaren Plasmabläschen nicht hervorgeht, so glaubt er bloss auf Grund analoger Erscheinungen bei den Phagocyten das Recht zu der Annahme zu haben, dass auch hier eine Verschmelzung der Nahrungsvakuolen mit den gefärbten Bläschen stattfindet (S. 201). Es ist eigentümlich, dass er eine andere Möglichkeit, auf die er selbst übrigens hingewiesen hat (S. 201), vollständig übersieht, nämlich die, dass die Färbung auch auf Veränderungen in der Zusammensetzung der aufgenommenen Elemente beruhen kann.

Er ist auch der Ansicht, dass die färbbaren Bläschen mit den Fettröpfchen verschmelzen und weist hierbei auf die kleinen roten Tröpfchen hin, die bei Neutralrotfärbung rings um die in Verdauung begriffenen Fettröpfchen hervortreten. Ich kann mit ihm hierin nicht übereinstimmen. Erstens hat ST. H. nicht nachgewiesen, dass die färbbaren Plasmabläschen sich wirklich um die Fettröpfchen sammeln. Wenn er als Beweis dafür auf Fig. 130—31 und 140 (T. 13) hinweist, so muss darauf entgegnet werden, dass diese ebenso gut, wenn nicht besser, als Verdauungserscheinungen bei den Fettröpfchen erklärt werden können. In allen diesen Figuren stammen die roten Bildungen sicherlich von den Fettröpfchen und nicht von dem Plasma her. Der Versuch ST. HILAIRE'S, die Bedeutung der genannten färbbaren Bläschen in den Darmzellen bei *Dendrocoelum* mit gewissen vital färbbaren Plasmakörnern bei *Paramaecium*, die man aus besonderen Gründen für Fermentträger hält, auf eine Stufe zu stellen, ist nicht sehr einleuchtend. Während die Fermentträger bei den letzteren bei Vitalfärbung anfangs als äusserst kleine Körner hervortreten, die sich um die Nahrungsvakuolen lagern, sind sie bei *Dendrocoelum* als relativ grosse Bläschen dar-

gestellt. In keiner von seinen Figuren ist es nachweisbar, dass sie sich um die Vakuolen sammeln. Sie scheinen statt dessen bereits von Anfang an dicht bei den Fettröpfchen zu liegen, einerlei ob diese frei im Plasma liegen oder von Vakuolen umgeben sind. Wenn die färbbaren Bläschen um die Fettröpfchen wirklich Fermentträger wären, so müssten sie eine schnelle Verdauung der Fettröpfchen bewirken, was jedoch nicht der Fall ist. Schliesslich vergrössert sich die Zahl der roten Tröpfchen um die Fettröpfchen in dem Grade, als diese sich verkleinern. Wenn die Fettröpfchen vollständig verschwunden sind, bleiben bloss stark rotgefärbte, unregelmässige, mehr oder weniger verschmelzende Massen zurück, denen die Fettreste in den gewöhnlichen, ungefärbten Vakuolen vollständig entsprechen.

Eine nähere Untersuchung über die Art des Auftretens der roten Tröpfchen spricht also entschieden gegen die Möglichkeit, dass sie Fermentträger sein könnten. Sie sind sicher nichts anderes, als Spaltungsprodukte (Fettsäuren und Fettsäureverbindungen) des Fettes.

Wir sehen also, dass es ziemlich unwahrscheinlich ist, dass die färbbaren Plasmabläschen Träger irgend eines Fermentes sind. Man fragt sich nun, was sie für eine Bedeutung haben können. Da sich auch der Inhalt der Nahrungsvakuolen färbt, so liegt die Annahme nahe, dass die färbbaren Plasmabläschen gleichartige Bildungen repräsentieren. Im Plasma geht ein ständiger, wenn auch langsamer Stoffwechsel vor sich. Angesammelte Nahrungsstoffe, wie Fettröpfchen, Eiweisskörner u. s. w. müssen ständig verdaut werden, während sich durch von aussen aufgenommenes Nahrungsmaterial neue bilden. *Die kleinen, vital färbbaren Bläschen könnten also teils während assimilatorischer, teils während dissimilatorischer Prozesse im Plasma entstehen.* Wenn z. B. die kleinen, im Plasma liegenden Fettröpfchen verbraucht werden, müssen sie dieselben Stadien durchmachen, wie wenn die grossen Fettröpfchen assimiliert werden. Die Fettkomponenten dienen teilweise als Verbrennungsmaterial und die festen Dissimilationsprodukte bleiben in Form gefärbter Konkreme oder Kristalle in einem im übrigen ungefärbten kleinen Bläschen zurück. Solche kleine konkrementführende Vakuolen sind sehr häufig. Sie können offenbar mit einander auch zu grossen Vakuolen verschmelzen. Solche grössere und kleinere Vakuolen sind besonders häufig im Plasma zu finden, nachdem das Tier eine Zeit lang gehungert hat (Fig. 1, *a--b*; vergl. ST. HILAIRE T. 8 Fig. 6—7), während die kleinen Fettröpfchen und die gefärbten Bläschen ganz oder so gut wie ganz verschwunden sind. Lässt man die Tiere bloss eine kürzere Zeit hungern, so findet man im Plasma kleine Fettröpfchen, färbbare Bläschen und kleinere konkrementhaltige Vakuolen. Dies bringt uns auf die Vermutung, dass die kleinen Fettröpfchen und färbbaren Bläschen bei längerem Hungern die Entstehung der konkrementhaltigen Vakuolen veranlassen. Der Entwicklungsgang kann kaum ein anderer als der Genannte sein: kleines Fettröpfchen — vital färbbares Bläschen — kleine konkrementführende Vakuole. — Es ist denkbar, dass auch kleine Eiweisskörner die gleichen Prozesse im Plasma durchmachen können.

Es ist beachtenswert, dass die Grösse des Vakuolenkonkrementes stark variieren

kann. Man kann kleine Vakuolen antreffen, die ein ebenso grosses Konkrement enthalten wie andere, die mehreremal grösser sind. Einige auch recht grosse Vakuolen enthalten kaum sichtbare Konkreme. Diese bilden somit eine Art Übergang zu den wasserklaren Bläschen, die überhaupt keine festen Partikel enthalten, mit anderen Worten zu den Bläschen, von denen ST. HILAIRE annimmt, dass sie eine grosse Bedeutung für die Vakuolenbildung haben. Diese Verhältnisse erwecken schon jetzt die Vermutung, dass die Vakuolenkonkremente nicht nur aus ungelösten Dissimilationsprodukten der Nahrungs- oder Assimilationsstoffe entstehen, sondern dass sie zum grossen Teil von endosmierenden Exkretprodukten aus dem umgebenden Plasma gebildet werden. Für diese Auffassung spricht auch die oft deutlich konzentrische Schichtung und starke Anhäufung der Konkreme (vergl. Teil II).

5. Zusammenfassung.

Die von den Darmzellen aufgenommenen Nahrungsmassen werden zum Teil bei der Defäkation wieder ausgestossen, zum anderen Teil bleiben sie in den Darmzellen liegen und werden dann gewöhnlich in Vakuolen eingeschlossen, in denen sie weiter verarbeitet werden. Die Vakuolen dürften hauptsächlich durch die Wasserabsorption einer hydrophilen Sekretschicht ringsum den Nahrungskörper gebildet werden. Diese Nahrungsballen können sowohl mit einander als mit frei im Plasma liegenden (nicht in Sekret eingebetteten) Nahrungspartikeln verkleben und zusammenschmelzen. Das zur Vakuolenbildung erforderliche Wasser wird zunächst von dem umgebenden Plasma geliefert (welches bei der Nahrungsaufnahme eine starke Wasserimbibition erfährt), zum Teil auch aus den Wasser enthaltenden Nahrungskörpern gepresst.

Die Vakuolenflüssigkeit hat selbst völlig neutrale Reaktion. Bisweilen vorkommende Veränderungen der Eigenfarbe der Indikatoren in den Vakuolen können auf den bei der Verdauung gebildeten Lösungsprodukte der Nahrungskörper beruhen.

In der Vakuolenflüssigkeit können keine schnell wirkenden, eiweiss- oder fettspaltenden Enzyme nachgewiesen werden und Stärke scheint ganz unverdaulich zu sein. Feste Eiweissstoffe werden des öfters sehr unvollständig ausgenutzt oder sogar überhaupt nicht verdaut. Das Fett wird in seine Komponenten gespaltet die durch die Vakuolen hindurchdiffundieren und als mehr oder weniger reines Neutralfett im umgebenden Plasma oder abgelegenen Geweben deponiert werden; unlösliche Dissimilationsprodukte verbleiben in den Vakuolen und bilden teilweise kristallisierte Ausfällungen.

Beim Aufbau oder Verbrauch der im Plasma angesammelten Nahrungsmasse bilden sich vital färbare Bläschen. In dem Schlusstadium der Dissimilation gehen die letzteren in oft konkrementführende, nicht weiter färbare Bläschen über. Es ist nicht anzunehmen, dass einige der vital färbaren Bläschen eine besondere Aufgabe haben und zwar die, als Träger eines Fermentes (oder Profermentes) zu dienen.

F. Findet eine extraplasmatische Verdauung statt?

ARNOLD sowie LÖHNER nehmen das Vorkommen einer extrazellulären Verdauung bei den Planarien an. ARNOLD misst derselben eine spezielle Bedeutung für die Fettverdauung bei; seiner Ansicht nach wird das lipolytische Ferment von den Körnerkolbenzellen abgesondert. LÖHNER behauptet, dass im Darmlumen während der extrazellulären Verdauung eine alkalische Reaktion herrscht, die für die Spaltung der Eiweißstoffe von Bedeutung sein solle; hierbei soll ein proteolytisches Ferment von tryptischem Charakter wirksam sein, das möglicherweise von den »Speicheldrüsen« abgesondert wird.

Wir wollen zuerst den Wert ihrer Argumente untersuchen.

ARNOLD fand bereits eine Viertelstunde nach der Fütterung des *Dendrocoelum* mit koagulierte Schweineblut, dass die Darmzellen mit Fettröpfchen gefüllt waren. Diese Fettröpfchen konnten nicht auf amöboidem Wege aufgenommen worden sein, denn im Darmlumen war bloss Blut und keine freien Fettröpfchen und die Darmzellen hatten keine Pseudopodien mit Fettinhalt. »The fat first appears in the cytoplasm of the columnar cells in very small globules, which by fusing together form much larger ones, so that some cells within an hour after feeding seem to be one mass of fat« (S. 210). Da die Körnerkolben gleichzeitig kleiner werden und zusammenschrumpfen, muss man annehmen, dass die Drüsenzellen ein Digestionsferment, das wahrscheinlich zur Verdauung von Fett dient, absondern. ARNOLD glaubt sogar mit Hilfe von Nilblausulfat (färbt Neutralfett rot, Fettsäuren blau) tatsächliche Beweise für das Vorkommen von Fettsäuren im Darmlumen erhalten zu haben. Die eigentliche Phagocytose verlegt ARNOLD in einen späteren Zeitpunkt, der etwa 1 1/4 Stunden nach der Fütterung beginnt.

Gegen die ARNOLD'schen Ausführungen muss man vor allen Dingen anführen, dass Fett und feste Partikel in Wirklichkeit gleichzeitig aufgenommen werden und man somit nicht von einer ersten Verdauungsphase, bei der Fett resorbiert wird, und einer zweiten, bei der feste Partikel ingeriert werden, sprechen kann. Ich habe z. B. *Dendrocoelum* mit einer Mischung von Mehlwurmfett und Karmin gefüttert und habe in den ausgepressten Darmzellen und Plasmapartien des Darmsyncytiums Karmin und Fett immer zusammen gefunden. ST. HILAIRE stellte fest, dass die Darmzellen mit der Aufnahme der Blutkörper sofort begannen, nachdem die Nahrung in den Darm gekommen war, und dass sie unter den Nahrungspartikeln nicht wählen.

Weiterhin setzt ARNOLD die Anwesenheit so kräftiger und schnell wirkender lipolytischer Fermente voraus, dass man sich bereits a priori seinen Ausführungen gegenüber skeptisch verhalten muss. Wenn solche Fermente wirklich vorhanden wären, so müsste man sie zweifellos mit den gewöhnlichen makrochemischen Methoden nachweisen können, was jedoch nicht gelingt (vergl. S. 44—46). Die Methode, die ARNOLD für den Nachweis von Fettsäuren angewandt hat — Nilblaufärbung an Schnittpräparaten (!) — ist wenig beweiskräftig. Wenn man die Tiere mit Fett gefüttert hätte, das vorher

mit Nilblausulfat rot gefärbt war, und hierbei wirklich einen Farbumschlag im Darmlumen feststellen könnte, so wäre dies ein bedeutend besserer Beweis. Ich habe derartige Versuche ausgeführt, aber keinen Farbumschlag erhalten. Man kann sich auch auf andere Weise davon überzeugen, dass das Fett im Darmlumen nicht abgebaut wird. Wenn man *Dendrocoelum* mit einer Mischung gefärbten (Scharlach R.) und ungefärbten Mehlwurmfettes füttert, so findet man kurz nachher ungefärbte und stark rote Fettröpfchen nebeneinander im Darmplasma. Weiterhin findet man, dass sich die Grösse der aufgenommenen Fettröpfchen nach dem Fütterungsmaterial richtet.

ARNOLD misst den Körnerkolbenzellen eine grosse Bedeutung als Erzeuger eines lipolytischen Sekretes bei. Dies gibt uns Veranlassung uns eingehender mit diesen Zellen und ihren Funktionen zu beschäftigen.

Alle späteren Forscher sehen die Körnerkolben als Drüsenzellen an und dieses mit Recht. Ihr histologischer Bau, der sich wesentlich von dem der amöboiden Zellen unterscheidet, der Reichtum an Tröpfcheneinschlüssen auch bei Hunger, das Verschwinden der Tröpfchen während der Fütterung u. s. w. sind sicherere Beweise ihrer Drüsennatur. Die ältere, von v. GRAFF vertretene Ansicht, dass sie durch Umwandlung gewöhnlicher amöboider Zellen gebildete Aufsammlungszellen für Assimilationsprodukte sein sollen, hat somit nur noch historisches Interesse.

ARNOLD hat ihr Verhalten bei der Fütterung mit Hilfe von Schnittmethoden studiert. Ich habe eventuelle Veränderungen der Anzahl, des Volumens und der Sekretmenge dieser Zellen während der Fütterung teils an lebenden Tieren unter Deckglasdruck, teils an kleinen zerpressten abgeschnittenen Stücken von Planarien untersucht. (Als Versuchsobjekte habe ich mit Erfolg $\frac{1}{2}$ bis 1 Monat alte *Dendrocoelum*-Junge angewandt, die, wie festgestellt wurde, zahlreiche sekretgefüllte Körnerkolben enthielten. Die Tiere hungerten erst 14 Tage, wurden dann reichlich mit Würmerstücken gefüttert und zu verschiedenen Zeiten untersucht.)

Hinsichtlich des Volumens der Körnerkolben haben wir schon gesehen (Tab. I), dass eine Schwellung durch Aufnahme von Wasser während der Fütterung nicht sicher nachzuweisen ist. Man findet dagegen, dass die relative Zahl der sekretgefüllten Zellen während der Fütterung oft deutlich abnimmt. Ich habe bei einigen Versuchen ein ziemlich ausgeprägtes Minimum ungefähr 20—24 Stunden nach der Fütterung gefunden; nicht selten findet man schon nach einigen Stunden eine deutliche Abnahme der Zahl typischer Körnerkolbenzellen im Quetschpräparat. Man sieht aber Zellen, welche durch ihren geringen Inhalt von Sekretropfen und ihre geringere Grösse (15—20 μ) von den typischen Körnerkolben abweichen (vergl. Textfig. 1 e_1 — e_4). Die ersteren sind sicher nichts anderes als sekretleere Körnerkolben. Übergangstypen zwischen den sekretgefüllten und den sekretarmen Zellen können zwar angetroffen werden, sind aber in diesen Stadien nicht allgemein. Es dürfte dies davon abhängen, dass die Sekretropfen in einem Körnerkolben gewöhnlich nicht einzeln abgesondert werden, sondern dass die Zelle sich distalwärts öffnet und den grösseren Teil des im distalen Teile angehäuften Sekretes auf einmal entleert. Wenn man zu dieser Zeit

(nach ca. 10 Stunden) die amöboiden Zellen untersucht, so findet man in der Tat, dass sie oft Sekretropfen enthalten, die bisweilen, zu grösseren Klumpen zusammengeballt, in besonderen Vakuolen eingeschlossen liegen (vergl. Fig. 1 *d*; der Sekretklumpen mass durchschnittlich 15,5 μ). Nicht selten schmelzen eine grössere oder geringere Anzahl von Sekrettröpfchen schon in der Kolbenzelle zusammen (Fig. 1 *c*₂). Zerstreute Sekretropfen (durch schwächere Lichtbrechung und die Eigenschaft von Sudan III oder Nilblau nicht gefärbt zu werden von Fetttropfen zu unterscheiden) kommen übrigens sehr gewöhnlich unter den aufgenommenen Nahrungskörpern in den amöboiden Zellen vor und sind auch von ST. HILAIRE beobachtet worden.

Schon an einem oder dem anderen Tage nach der Fütterung zeigen sich in den leeren Körnerkolben einzelne kleine Sekretropfen, deren Grösse und Menge nachher allmählich wächst, bis die Körnerkolben ihr typisches Aussehen zurückbekommen haben.

Es fragt sich nun: kann man aus diesen Resultaten irgendwelche Schlussätze über die Bedeutung des Körnerkolbensekretes für eine event. extrazelluläre Fettverdauung ziehen?

Nach ARNOLD's und meinen eigenen Beobachtungen fällt das Entleerungsmaximum der Körnerkolben erst mehrere Stunden nach der Fütterung. Meine Beobachtungen zeigen auch, dass die Nahrungsaufnahme keine erhöhte Sekretion der Körnerkolbenzellen hervorruft. Bereits nach einer Viertelstunde beginnen indessen die Darmzellen sich mit Fett und anderen Nahrungskörpern zu füllen und nach einer Stunde hat die Fettaufnahme, nach ARNOLD, oft einen derartigen Umfang angenommen, dass gewisse Darmzellen »seem to be one mass of fat«. Mit den Nahrungskörpern wird auch das Sekret der Körnerkolben von den amöboiden Darmzellen aufgenommen. Diese Umstände lassen es als wenigstens zweifelhaft erscheinen, dass das Körnerkolbensekret als *extrazellulär* wirkendes, fett digerierendes Mittel irgendwelche Bedeutung haben kann.

Wir wenden uns nun der Frage zu, ob man Grund zu der Annahme haben kann, dass im Darmlumen eine *Eiweisszerteilung* stattfindet. LÖHNER hat für eine derartige Annahme keine anderen Gründe anführen können, als dass der Darm kurz nach der Nahrungsaufnahme alkalisch und nachher wieder sauer reagieren soll. Die erstere Reaktionsphase soll mit einer extrazellulären »Vorverdauung« zusammenfallen unter der Einwirkung von proteolytischen Enzymen, die, nach BIEDERMANN (1911), von den Pharyngealdrüsen abgesondert werden sollten. Diese Annahme BIEDERMANN's ist jedoch, wie wir gesehen haben, falsch, das Pharyngealdrüsenekret hat sicher nichts mit der Verdauung zu tun. Nur das Körnerkolbensekret könnte in Frage kommen. LÖHNER scheint mir der event. alkalischen Reaktion eine zu grosse Bedeutung beizumessen. Der Beweis für diese alkalische Reaktion wirkt übrigens nicht überzeugend. Er fütterte die Tiere mit Leucocytensuspension, in der Lackmus aufgelöst war und fand »die von den Tieren verschlungenen Flocken . . . deutlich blau gefärbt« — ein recht schwacher Beweis für eine alkalische Reaktion des Darminhaltes! Er sieht sich auch gleich darauf genötigt ein grosses Frage-

zeichen hinter seine »Vorverdauungstheorie« zu setzen: »Soweit die Blutverdauung von *Dendrocoelum* in Betracht kommt, scheint übrigens diese Vorverdauung eine recht untergeordnete Rolle zu spielen. Eine irgendwie merkbare Veränderung erfährt das Blut in der ersten Zeit nicht und noch vor Ablauf einer Stunde ist die gesamte Menge von den Darmzellen aufgenommen, die, stark aufgetrieben, das Darmlumen zum Verschwinden bringen« (S. 5). Wenn wir weiter daran denken, dass LÖHNER mehrere Tage nach der Blutaufnahme auch auf spektroskopischem Wege nicht die geringste Spaltung der Blutfarbstoffe feststellen konnte, so dürfen wir wohl mit gutem Recht behaupten, dass bei den Planarien jede Spur einer extrazellularen (extraplasmatischen) »Vorverdauung« von Eiweisstoffen fehlt.

In der kurzen Zeit, während der die Nahrungspartikel im Darmlumen liegen, machen somit weder das Fett noch die Eiweisstoffe irgend eine sichtbare Veränderung durch. Man hat, mit anderen Worten, nicht den geringsten Grund, das Vorkommen einer extraplasmatischen Verdauung bei den Planarien anzunehmen.

G. Welche Bedeutung hat das Körnerkolbensekret?

Es muss zweifellos recht merkwürdig erscheinen, wenn die Körnerkolbenzellen nichts mit der Verdauung der Nahrung zu tun haben sollten.

Einerseits sind sie typische Drüsenzellen und zeigen im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme solche Veränderungen, dass man annehmen muss, dass sie für die Verdauung eine Bedeutung haben. Andererseits haben wir jedoch gesehen, dass eine extraplasmatische Verdauung der Nahrung nicht stattfindet und dass die intraplasmatische Verdauung nur langsam verläuft.

Es kann jedoch in Frage gestellt werden, inwiefern uns die alleinige *mikroskopische* Untersuchung der Verdauungsprozesse das Recht gibt zu bestreiten, dass sie sich unter der Einwirkung nachweisbarer Fermente vollzieht.

Die *makroskopische* Untersuchung eventuell vorkommender Verdauungsfermente stösst, gerade bei den Turbellarien, auf grosse Schwierigkeiten. Man kann sich ja nicht die eventuelle Verdauungsflüssigkeit aus den Gedärmen der Tiere herausholen, sondern muss seine Beobachtungen auf Presseextrakte der Tiere gründen. Nicht einmal Extrakte aus dem isolierten Verdauungsapparat geben indessen immer sichere Resultate. So gelang es z. B. BIEDERMANN nicht Fermente in einem Wassereextrakt aus dem seines Inhaltes beraubten Mitteldarm des Mehlwurms oder dem Leber von *Helix pomatia* zu finden, obgleich der in den Darm abgesonderte Verdauungssaft aus den fraglichen Organen ausgeprägte Fermenteigenschaften zeigte (vergl. BIEDERMANN 1911, S. 857, 979—80). B. erklärt dieses eigentümliche Verhältnis damit, dass »die Bildung eines wirksamen Enzyms . . . erst im Augenblick der Absonderung selbst erfolgt, während die betreffenden Zellen selbst weder Enzym noch auch wie beim Pankreas der Wirbeltiere Vorstufen desselben (Zymogen) zu enthalten scheinen« (l. c., S. 980)¹.

¹ Da das Sekret der sekretabsondernden Zellen in diesen beiden Fällen von den abson-

Eine andere Bedenklichkeit kommt auch hinzu. Ein aus zerdrückten Tieren hergestellter Extrakt enthält ja Stoffe von anderen Organteilen, die möglicherweise eventuell vorkommende Enzyme inaktivieren oder zerstören können. Es dürfte freilich sehr unwahrscheinlich sein, dass sich derartige enzymzerstörende Stoffe wirklich im Körperextrakt finden. Wenn z. B. das auf der Körperfläche abgesonderte Drüsensekret oder die Rhabditen eine solche Wirkung haben sollten, so ist es eigentümlich, dass die Planarien es nicht im geringsten zu vermeiden suchen ihre Beuteobjekte dem Einflusse dieser Stoffe auszusetzen. Man findet im Gegenteil oft mit der Nahrung verschluckte Rhabditenmassen im Darm, was sich leicht dadurch erklären lässt, dass die Planarien über ihre Beute zu kriechen pflegen, bevor sie damit beginnen dieselbe auszusaugen. Dass die inneren Organe enzymzerstörende Stoffe enthalten könnten, ist noch weniger wahrscheinlich¹.

Die negativen Resultate, die bei derartigen Enzymuntersuchungen eventuell erzielt werden, können also an und für sich das Fehlen von Enzymen nicht beweisen; wenn aber eine vorhergehende mikroskopische Untersuchung des Verlaufes der Verdauung, wie in diesem Fall, Veranlassung dazu gegeben hat, das Mitwirken von kräftigeren Enzymen zu bezweifeln, so können möglicherweise die negativen Resultate der makrochemischen Untersuchung einen gewissen ergänzenden Wert haben.

Als Untersuchungsmaterial habe ich *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria lugubris* und *Polycelis nigra* benutzt. Da die Enzymproben im Grossen und Ganzen auf ein und dieselbe Weise gemacht worden sind², so beschränke ich mich auf die Beschreibung nur einer Probe.

18 grosse Exemplare *Planaria lugubris* wurden reichlich mit Mehlwurmfett gefüttert, 4 Stunden darauf mit einigen Tropfen Chloroform in 5 kbcm physiologischer NaCl-Lösung getötet und sorgfältig mit etwas Kieselgur verrieben (10—15 Min.). Die Probe wurde nach Zusatz von 10 kbcm. physiol. NaCl-Lösung und einigen Tropfen Toluol im Laufe von 2 Stunden extrahiert (wiederholtes Umrühren). Filtration durch Glaswolle. Das erhaltene Filtrat (beinahe weiss wie Milch) wurde zu nachstehenden Proben verwandt.

Reaktion. Kleine Proben ($\frac{1}{2}$ kbcm Extrakt + 1 kbcm aqua dest.) wurden mit Lackmus, Phenolphthalein, Methylorange untersucht. Keine Farbenveränderungen: neutrale Reaktion.

dernden Zellen selbst künstlich getrennt wurde, so erscheint mir der obige Einwand hinsichtlich des Planarienextraktes wenig zutreffend. In den Versuchen BIEDERMANN'S zeigte ja auch ein Wasserextrakt des Mehlwurmdarmes (mit Inhalt!) wie vorauszusehen war, kräftige Fermenteigenschaften.

¹ KOBERT (1903) hat mit einer ähnlichen Extrahierungsmethode — wobei er z. B. ganze Insekten, Spinnen, Eingeweideparasiten u. s. w. extrahierte — das Vorkommen von zum Teil sehr intensiv wirksamen proteolytischen u. a. Fermenten vielfach festgestellt. Es ist von besonderem Interesse, dass er stark fibrinverdauende Fähigkeiten der Extrakte von *Distomum hepaticum* (sogar von Formalinexemplaren!) und *Taenia echinococcus* — somit den Turbellarien nahestehenden Formen — fand.

² In einigen Proben mussten die Tiere vorerst ein Paar Wochen Hunger durchmachen oder wurden die Extrakte ohne Zusatz von Antiseptika (wobei bakterielle Veränderungen jedoch nicht vermieden werden konnten) untersucht u. s. w.

Zu jeder der nachstehenden Proben wurden 1 kcm Extrakt + 3 kcm physiol. NaCl-Lösung + einige Tropfen Toluol verwandt.

Proteolytische Fermente?

- A. Einwirkung auf Fibrin (rohes Pferdefibrin, gut gewaschen, 2 Stunden lang bei 58° sterilisiert und mit Boraxkarmin gefärbt. Temp. 35--38° C.).

TAB. III.

| Nach | I. (Alkal. Lösung) | II. (Neutr. Lösung) | III. (Saure Lösung) |
|-----------|--|------------------------|---|
| 1 1/2 St. | Das Fibrin unverändert | Das Fibrin unverändert | Das Fibrin gequollen aber nicht gelöst. |
| 2 » | » » » | » » » | wie oben. |
| 3 1/4 » | (Zusatz von 5 Tropfen 1/10 N. Na ₂ CO ₃) | » » » | (Zusatz von 5 Tropfen 1/10 N. HCl) |
| 6 » | wie oben | » » » | wie oben. |
| 20 1/2 » | (Zusatz von 2 Tropfen N. Na ₂ CO ₃) | » » » | (Zusatz von 2 Tropfen N. HCl). |
| 30 1/4 » | wie oben | » » » | wie oben. |
| 44 1/4 » | » » | » » » | » » |

Darauf wurden die Proben durch eine Pergamentmembran in aqua dest. dialysiert. Das Dialysat wurde mit Hilfe von Ammoniumsulfat, MILLONS Reag. und CuSO₄ + NaOH (Biuretprobe) auf diffundierbare Proteinspaltungsprodukte untersucht. Keine Niederschlag- oder Färbungsreaktionen.

- B. Einwirkung auf Gelatin (10 % Lösung in aqua dest.; zu den Versuchen wurden kleine ausgeschnittene Würfel von circa 1/2 cm. Seite verwendet. Temperatur 15—20° C.).

TAB. IV.

| Nach | I. (Alkal. Lösung) | II. (Neutr. Lösung) | III. (Saure Lösung) |
|-----------|---|---------------------|---|
| 3 Stunden | Unverändert (Zusatz von 4 Tropfen 1/10 N. Na ₂ CO ₃) | Unverändert | Gequollen aber nicht gelöst. |
| 20 » | wie oben (Zusatz von 2 Tropfen N. Na ₂ CO ₃) | » | wie oben (Zusatz von 2 Tropfen N. HCl). |
| 42 1/2 » | wie oben | » | wie oben. |

- C. Einwirkung auf 10 % Witte-Peptonlösung. Temp. 35—38° C. Positive Biuret- und MILLON-Probe nach 48 St. Kein Tyrosin-Niederschlag bei Verdunstung auf einem Uhrglas.

D. Einwirkung auf rote Blutkörperchen.

Etwas Blut wurde in einer 0,95 % NaCl-Lösung verrührt. Davon wurden 2 Tropfen + 2 Tropfen Extrakt auf ein Objektglas genommen, darüber kam das Deckglas mit Vaselineverschluss an den Rändern. Temp. 36° C. Nach 24 Stunden immer noch keine Lösung der Blutkörperchen. (Dasselbe Aussehen wie in der Kontrollprobe ohne und mit gekochtem Extrakt).¹

Lipolytische Fermente?

1 kcem Extrakt wurde mit kleinen Stücken Mehlwormfett + einige Tropfen Lackmus oder Kongorot + Toluol vermennt. Keine sichtbaren Farbveränderungen nach ca 48 Stunden.

Die Digerierung von Butterfett (gereinigt durch Schmelzen und Waschen mit warmem Wasser im Filter) ergab dasselbe Resultat.

1 kcem Extrakt wurde mit 1 kcem mit dem doppelten Volumen aqua dest. verdünnter Milch + einige Tropfen Lackmus vermennt. Temp. 35—38° C. Nach 48 Stunden keine Farbveränderungen.

Amylolytische Fermente?

1 kcem Extrakt wurde mit 1 kcem. einer Stärkelösung (Weizenstärke) vermennt. Temp. wie oben. Nach 48 St. noch immer Stärkereaktion (Jod), dagegen keine Reaktion auf Zucker (FEHLING).

Der Planaria-Extrakt zeigt somit keine fermentativen Eigenschaften.

Auch die Resultate der makroskopischen Fermentuntersuchung geben uns daher keinen Anlass das Vorkommen irgend welcher stärker wirkenden Fermente im Sekret der Körnerkolben anzunehmen. Ohne die Möglichkeit schwach fermentativer Eigenschaften des Kolbensekretes ganz zu leugnen müssen wir jedoch voraussetzen, dass das Sekret andere, wahrscheinlich wichtigere Aufgaben hat.

Wir sahen, dass die Nahrungskörper im Plasma der amöboiden Darmzellen oft zu grossen Klumpen agglutiniert sind. Nach Fütterung mit z. B. Mehlwormfett finden sich im Plasma kleinere oder grössere Ballen, die aus agglutinierten Fetttropfen bestehen (vergl. Textfig. 1, *h—i*). Auch grössere Klumpen agglutiniertes Sekrettropfen aus den Körnerkolben können zuweilen in den amöboiden Darmzellen beobachtet werden (vergl. Fig. 1 *d*). Es erweckt dies die Vermutung, dass die Agglutination der Nahrungskörper von dem Kolbensekret bewirkt sein könnte.

Da man im Schnitt oft bereits im Darmlumen miteinander verklebte Karminkörner, Fettröpfchen, u. s. w. findet, muss die Agglutination auch im Darmlumen vor sich gehen können. ST. HILAIRE, der auch im Schnitt einige Bilder beobachtet hat, wo die Darmzellen von roten Blutkörperchen bedeckt schienen, glaubt, im Anschluss an RHUMBLER, dass die amöboiden Zellen an ihrer Oberfläche einen besonderen klebrigen Stoff absondern, der ihnen helfen könnte die festen Nahrungspartikel aus der Umgebung aufzunehmen (S. 194). Allerdings gibt es nichts, was darauf hindeutet, dass die amöboiden Zellen selbst, wie ST. HILAIRE meint,

¹ Ein ähnlicher Versuch wurde auch mit fein zerteilten Krebsmuskeln gemacht (gewöhnliche Zimmertemperatur). Einige Verdauungserscheinungen oder histologische Veränderungen der quer gestreiften Muskelfasern konnten auch nach mehreren Tagen nicht beobachtet werden. Da dieser Versuch mit einem alten Extrakt gemacht wurde und ich leider keine Kontrollprobe mit frischem Extrakt anstellen konnte, so hat der Versuch vielleicht nicht genügende Beweiskraft.

den klebrigen Stoff absondern. Dagegen haben wir aber in der Tat Drüsenzellen in den Körnerkolben, deren Sekret, wenigstens teilweise, direkt in das Darmlumen entleert wird.

Ich komme hier noch einmal auf die Verschmelzungstheorien ST. HILAIRE'S zurück. Wie wir wissen, ist ST. HILAIRE der Ansicht, dass die in die Darmzellen aufgenommenen Nahrungskörper teils mit Fermentträgern (= vital färbbare Bläschen), teils mit Eiweisskörnern verschmelzen müssen, um schnell zerteilt und ausgenützt zu werden.

Der erste Teil der Theorie ist, wie ich im Vorigen zu zeigen versucht habe, wahrscheinlich fehlerhaft. Dagegen sieht man oft die Nahrungskörper im Plasma mit Körnern verkittet, welche, wie ST. HILAIRE durch mehrere Reaktionen gezeigt hat, von eiweissartiger Natur sind. Dieselben Reaktionen geben indessen auch die Sekretröpfen der Körnerkolben. ST. HILAIRE hat selbst die grosse Ähnlichkeit dieser Körnerarten sowohl an lebenden Objekten wie an Schnittpräparaten festgestellt. Der Grund, warum er nicht zugeben will, dass die Eiweisskörner von den Körnerkolben herkommen, ist der, dass er keine Verringerung des Sekretgehaltes der letzteren, sondern nur eine Vergrösserung der Körner nach der Fütterung hat feststellen können (l. c., S. 202). Da ARNOLD und ich eine sehr deutliche Verringerung des Sekretgehaltes nach der Fütterung festgestellt haben, so können ST. HILAIRE'S Gründe nicht richtig sein. Ebenso wie die Sekretröpfen der Körnerkolben, färben sich die Eiweisskörner nicht oder nur schwach mit Neutralrot; die Färbung tritt erst ein, nachdem sie mit Nahrungskörpern verschmolzen sind. Die Bilder, die in ST. HILAIRE'S Ausführungen derartige Verschmelzungserscheinungen illustrieren, können ohne Schwierigkeiten als Agglutination zwischen den Sekretröpfen untereinander und mit den Nahrungskörpern gedeutet werden (Fig. 17—30, 41, 44, 67, 146—147, 166, 172—173, 179 u. s. w.).

Wir sahen, dass das Sekret an Schnittpräparaten stark gefärbt ist und es ist beachtenswert, dass auch die agglutinierten Nahrungsmassen sich als stark chromophil erweisen. An den Schnittpräparaten, die z. B. mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, findet man, dass sowohl das Körnerkolbensekret, wie auch die Nahrungsvakuolen schwarz gefärbt sind. Das kann keine Zufälligkeit sein, sondern dürfte darauf beruhen, dass die Nahrungskörper entweder bereits im Darmlumen oder erst nach der Einverleibung im Darmsynectium in das Körnerkolbensekret eingehüllt werden. Da das Körnerkolbensekret ausserdem in seinen Färbungseigenschaften mit dem erythrophilen Körpersekret völlig übereinstimmt, so hat es wahrscheinlich auch dessen stark klebende Eigenschaft (WILHELMI). Darauf deutet schliesslich auch die Konsistenz des Kotes hin, der als zusammenhängende oft hautartige Massen ausgestossen wird, die gern an den Glaswänden des Aquariums festkleben. Der Stoff, der auf diese Weise die Defäkationspartikel verbindet, stammt sicherlich von den Körnerkolben, die ja auch zur Zeit der eintretenden Defäkation, d. h. etwa einen Tag nach der Fütterung, ihr Entleerungsmaximum haben (vergl. S. 41).

Die Ansicht über die Bedeutung des Körnerkolbensekretes, zu der wir auf

indirektem Wege gelangt sind, könnte somit wie folgt formuliert werden: *Es wirkt wie ein klebriges, schwellbares Verbindungsmittel mit vielseitiger Aufgabe:*

1. *Die festen Partikel in der Nahrung zu agglutinieren und dadurch ihre Einverleibung in das digerierende Plasma zu erleichtern.*

2. *Die im Plasma liegenden kleineren Nahrungsklumpen und Partikel mit einander zu verkitten und durch Wasserabsorption die Bildung von Nahrungsvakuolen zu veranlassen oder zu erleichtern.*

3. *Die Kotpartikel zu verbinden und dadurch die Defäkation zu erleichtern.*

Zum Schluss soll noch ein eigentümlicher Umstand im Bezug auf die Körnerkolben bei *Uteriporus vulgaris* erwähnt werden. Ich habe nämlich nach Vitalfärbung mit Neutralrot in dessen Körnerkolben grössere oder kleinere rote Bläschen neben den gewöhnlichen ungefärbten eingestreut gefunden. Ein solcher Körnerkolben ist in T. II, F. 1 a abgebildet. Die roten Körnerkolbentröpfchen treten jedoch erst auf, nachdem das Tier nach der Färbung einige Zeit in reinem Wasser gelebt hat. Ich bemerkte sie deshalb in einem Falle erst mehrere Wochen nach der Färbung; es ist jedoch möglich, dass eine schwache Färbung sich bereits früher gezeigt hatte, obwohl mir dieselbe nicht aufgefallen war. Bei der Fütterung verschwinden diese roten Tröpfchen nur sehr langsam. Wir werden nachher gleiche Färbungsercheinungen bei *Phaenocora unipunctata* sehen und bei der Gelegenheit ihre wahrscheinliche Bedeutung und Entstehung diskutieren.

H. Assimilation und Nahrungstransport.

Die von den Planarien aufgenommene Nahrungsmasse macht, wie die obigen Ausführungen gezeigt haben, nur langsame Umwandlungen durch. Wenn z. B. die Planarien mit Blut gefüttert werden, so nehmen die Darmzellen unter Volumenvergrößerung und Syncytienbildung zuerst die gelösten Stoffe, also das Blutplasma mit dessen Gehalt an gelösten Eiweissstoffen auf. Die festen Bestandteile, d. h. die Blutkörperchen, werden durch das Sekret der Körnerkolben zusammengeballt und in das Syncytium inkorporiert. Ihre wasserlöslichen Stoffe werden teilweise in den Nahrungsvakuolen extrahiert und diffundieren in das Plasma aus. Die im Syncytium inkorporierten Fettröpfchen werden, ebenfalls unter Vakuolenbildung, sehr langsam verdaut. Im Plasma müssen, aller Wahrscheinlichkeit nach, teils aus dem Darmlumen, teils aus den Nahrungsvakuolen kommende, gelöste Nährstoffe ackumuliert werden. Der grösste Teil der Nahrungsstoffe wird im Darmplasma aufgespeichert, nur ein Teil diffundiert in das Parenchym oder andere Gewebe hinaus und wird hier aufgespeichert. Das zuerst sichtbare Resultat der Assimilation muss sich offenbar in der Form von Eiweisskörpern oder Fettröpfchen im Plasma zeigen. Dabei können früher vorhandene Plasmaelemente, die Eiweiss- bzw. Fettcharakter haben, ver-

grössert werden oder es können sich auch neue derartige Plasmaelemente, wahrscheinlich um präexistierende Mikrosomen, bilden. Während des Assimilationsprozesses sieht man im Plasma oft kleine, vital färbbare Blasen, die, wenigstens zum Teil, aus Lösungsprodukten der Nahrungsvakuolen gebildet sein könnten (vergl. S. 38) und also Stapelpunkten der Assimilation entsprechen.

Man fragt sich nun, wie der Nahrungsübergang zum Parenchym oder anderen, den Darm umgebenden Geweben zu erklären ist. Vollzieht er sich auf osmotischem Wege oder befinden sich im Parenchym vielleicht amöboide Wanderzellen, welche die Assimilationsprodukte direkt von den Darmzellen aufnehmen und sie in die einzelnen Teile des Tierkörpers transportieren? Die letztere Möglichkeit lässt sich leicht prüfen. Wenn man die Nahrungsmasse stark mit einem nicht vitalen Farbstoff färbt, so werden im Plasma der Darmzellen gefärbte Assimilationsprodukte abgelagert, deren Weiterbeförderung durch amöboide Wanderzellen sich leicht würde verfolgen lassen. Ich habe eine Anzahl grosse *Dendrocoelum* erst eine Hungerperiode von mehreren Wochen durchmachen lassen und sie dann mit mit Scharlach R. gefärbtem Butterfett oder Mehlwurmfett gefüttert. Ungeachtet dessen, dass die in den Darmzellen abgelagerten Fettröpfchen stark gefärbt waren, bildeten sich im Parenchym nur ungefärbte Fettröpfchen. Erst am dritten Tage nach der Fütterung zeigten sich im Parenchym grössere Fettmengen. Ich konnte nicht feststellen, dass die Fettröpfchen im Parenchym durch Mitwirkung von Wanderzellen umhertransportiert wurden. Die Fettröpfchen zeigten sich zuerst in der engsten Umgebung des Darmes als kleine Tröpfchen, die sich schnell vergrösserten oder zu grösseren verschmolzen (vergl. Textfig. 1, n). Auch in den peripheren Körperteilen traten ungefähr gleichzeitig kleine Tröpfchen auf. Die Fettbildung im Parenchym hat durchaus den Charakter eines Diffusionsprozesses, wobei die löslichen Fettkomponenten in das Parenchym hinausdiffundieren und neue Fettröpfchen bilden. Auch ARNOLD hat nicht den Beweis dafür erbringen können, dass vom Darm zum Parenchym ein direkter Transport der Nahrungssubstanzen möglich ist; die einzige Figur, die er als Beweis für seine Ansicht gibt (T. 17, Fig. 2), wirkt nicht sehr überzeugend. Es ist auch nicht wahrscheinlich, dass freie Parenchymzellen den Nahrungstransport vermitteln. Das Schnittpräparat ergibt keinen Beweis dafür, dass die Zellen in der nächsten Umgebung des Darmes etwas anderes als fixe Parenchymzellen sind. Wenn sie somit gewöhnlich nicht als Stoffträger zu dienen scheinen, so könnte man sich indessen denken, dass sie die Fähigkeit besitzen, fremde Partikel, die aus irgend einer Veranlassung in das Parenchym gelangt sind, aufzunehmen, sich frei zu machen und zu Wanderzellen zu werden, die die fremden Partikel in Körperteile transportieren, wo sie ausgeschieden werden können. Es ist jedoch äusserst schwer, diese Frage auf experimentalem Wege zu entscheiden. Ich habe z. B. versucht, feinverteiltes Karmin dem Parenchym bei *Dendrocoelum* einzupflegen; eine in Karmin getauchte Nadel wurde schnell gleich hinter der Pharyngealtasche zwischen die hinteren Hauptdärme gesteckt. Nur in einigen Fällen glückte die Einimpfung und erfolgte eine Schliessung der Wunde. Es zeigten sich jedoch

keine weiteren Transporte des Farbstoffes. Das Karmin sammelte sich bald in den nächstgelegenen Partien des Darmes und wurde nachher bei der Defäkation ausgeschieden. Es gelang mir jedoch nicht völlige Klarheit darüber zu erhalten, wie das Karmin in den Darm transportiert worden war. Schnittpräparate durch zwei mit Karmin imprägnierte Exemplare zeigen, dass die Karminkörner in kleinen runden Höhlungen des Parenchyms liegen. In jedem Falle zeigt der Schnitt keinerlei Anhäufungen von Zellen in der Nähe der Karminkörner, was man erwarten müsste, wenn wirklich eine Phagozytose der Karminkörner durch amöboide Zellen stattfinden würde.

I. Die Defäkation.

Der Defäkationsakt der Planarien ist hinreichend bekannt. Ich erinnere nur daran, dass die erste Defäkation gewöhnlich 1—2 Tage nach der Fütterung eintritt, oft von einigen schwächeren Defäkationen während der folgenden Tage gefolgt, und dass man bei jedem Defäkationsakt zwei Momente unterscheiden kann:

1) *Das Einpumpen von Wasser*, wobei der Darm durch pumpende Bewegungen des herausgestreckten Pharynxrohrs — einwärts peristaltisch fortschreitende Kontraktionen — mit Wasser gefüllt wird.

2) *Das Herauspressen des Kotes*, durch wiederholte, kräftige Kontraktionen der ganzen Körpermuskulatur.

Schwieriger ist es jedoch die Prozesse, durch welche der Kot gebildet wird und in den Darm gelangt, zu verfolgen. Man fragt sich: liegt das Defäkationsmaterial schon im Darmlumen, wenn die Defäkation eintritt? In einem solchen Falle wäre der Energieverbrauch bei dem Defäkationsakt unnötig gross. Wenn man die Tiere hierbei beobachtet und sieht, wie der Darminhalt mit grosser Kraft zu verschiedenen Malen hin und zurück gepresst wird, bis die schliessliche Expulsion eintritt, so bekommt man sofort die Vorstellung, dass die Fäcespartikel zuerst aus dem Darmepithel herausgerissen werden müssen.

Dies wird auch durch die Beschaffenheit des Kotes bestätigt. In einer feinkörnigen Grundmasse liegen unverdaute Nahrungsreste (Wurmborsten, Muskelfasern, Fetttropfen u. s. w.), grössere Ballen eines körnigen Materials, Flüssigkeitsblasen mit oder ohne feste Körner, nadel- oder stäbchenförmige Kristalle, runde oder unregelmässige Konkreme und zuletzt Plasmaportionen oder ganze mehr oder weniger nekrotische Darmzellen. Wenn man die starke Reibung erwägt, welcher das Defäkationsmaterial ausgesetzt ist, so ist es in der Tat bemerkenswert, dass der Kot so viele ganze Zellen oder definierbare Bestandteile der Zellen enthält. Ein grosser Teil des Kotes muss jedenfalls bei den Muskelkontraktionen stark verändert und zerknetet worden sein.

Der Kot wird also, nach meiner Ansicht, nicht oder nur zum kleinsten Teil durch passives Bersten und Entleerung der Darmvakuolen gebildet, wie es gewöhnlich dargestellt wird. Es ist freilich wahr, dass die Vakuolen oft eine solche Grösse

erreichen, dass ein Bersten der dünnen Vakuolwand fast überhängend scheint. An Schnitten kann man bisweilen eine offene Kommunikation zwischen Vakuolen und dem Darmlumen beobachten (vergl. auch BÖHMIG, WILHELMI u. a. Verf.). Eben hier dürften aber Schnittpräparate recht wenig beweisend sein, um so mehr als man das Darmlumen gewöhnlich ganz leer findet. Ich habe oft lebende Darmzellen beobachtet, welche riesengrosse Vakuolen enthielten, habe jedoch nie ein Bersten der Vakuolen beobachtet, so lange die Zellen völlig vital waren. Wenn die Vakuolen, sobald sie eine gewisse Grösse erreicht haben, ihren Inhalt durch Bersten in das Darmlumen entleeren würden, wie erklärt es sich dann, dass die Vakuolenbildung bei den Hungertieren solche extreme Proportionen annimmt? Ich sehe keine andere wahrscheinliche Erklärung dafür als die, dass die Hungertiere nicht defäzieren und dass das Darmepithel also nicht den starken Reibungen ausgesetzt ist, die bei den wohlgenährten Tieren ganze Zellen oder Plasmaportionen wegreiben und die Vakuolen zerpressen, ehe diese ihre völlige Entwicklung erreicht haben.

Der Defäkationsakt hat also zur Aufgabe, nicht nur den Kot herauszutreiben, sondern auch das Defäkationsmaterial im Darne zu sammeln. Durch die starken Muskelkontraktionen und Pressungen werden die Körnerkolben abermals entleert und ihr Sekret verkittet die Kotpartikel zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Kotmasse.

IV. Die Verdauung bei den Rhabdocölen.

A. Der allgemeine Bau des Darmkanals.

Der Bau des Verdauungsapparates ist bei den Rhabdocölen weniger gleichförmig als bei den Tricladen. Dies gilt vor allem für den *Pharynx*, von welchem man, laut der Einteilung v. GRAFF's, zwei Grundtypen unterscheidet: den einfachen (*Pharynx simplex*) und den zusammengesetzten (*Pharynx compositus*). Der erstere, der keine eigene Muskulatur besitzt und ganz einfach aus einem Rohr besteht, welches Mundöffnung und Darm verbindet, ist für einen grossen Teil einander nahestehender Gattungen (*Catenula*, *Stenostomum*, *Microstomum*, *Macrostomum*) charakteristisch. Der zusammengesetzte Pharynxtyp dagegen ist durch seinen mehr oder weniger komplizierten, muskulösen Bau gekennzeichnet. In den meisten Fällen ist er durch ein Muskelseptum von dem Mesenchym deutlich abgeschlossen (*Pharynx bulbosus*) und kann dann bald die Form einer Ringfalte mit rosettenförmig angeordneten Drüsen haben (*Ph. rosulatus* bei *Typhloplanidae*, *Polycystididae*, *Gyratricidae* u. a. Familien), bald wie eine Tonne aussehen (*Ph. doliiformis* bei *Dalyellidae* und einige kleinere Familien), bald ist er wieder in hohem Grade beweglich und formveränderlich (*Ph. variabilis* bei den Allöocölen¹). In anderen Fällen fehlt ein Muskelseptum und der *Pharynx* hat dann dasselbe Aussehen wie bei den Tricladen und Polycladen (*Ph. plicatus* bei einigen Allöocölen). Näheres über diese verschiedenen Pharynxtypen, siehe v. GRAFF 1907 (S. 2096—2120).

Auch betreffs des Aussehens des *Darmes* herrscht eine grosse Verschiedenheit zwischen Formen mit einfachem und zusammengesetztem *Pharynx*. Bei den ersteren — Sect. *Hysterophora* (v. GRAFF) mit Ausnahme des Genus *Protrichuchus* — gibt es ein geräumiges Darmlumen und das Darmepithel ist im Schnitt immer von diesem deutlich abgegrenzt; ebenso sind die Epithelzellen gut von einander und vom Mesenchym abgegrenzt. Eine besondere Darmmuskulatur ist oft vorhanden (T. I, F. 1). —

¹ Diese werden von v. GRAFF den eigentlichen Rhabdocölen zugeordnet, mit welchen sie die Ordnung *Rhabdocoelida* bilden. Nach v. HOFSTEN (1907, 1910) sind die Allöocölen jedoch näher mit den Tricladen als mit den Rhabdocölen verwandt, weshalb die Ordnung *Rhabdocoelida* aufgegeben werden muss. Da diese systematischen Streitfragen in der vorliegenden Zusammenhang keine Rolle spielen, erlaube ich mir die Allöocölen zusammen mit den Rhabdocölen zu behandeln, um so mehr als nur wenige Beobachtungen über die ersteren gemacht werden konnten.

Bei den letzteren ist das Darmlumen immer eng und oft von Plasmabrücken durchzogen; die Epithelzellen sind undeutlich abgegrenzt und mehr oder weniger syncytiert. Am weitesten geht diese Syncytiierung des Darmepithels bei den Polycystiden, wo man im Schnitt oft kein eigentliches Darmlumen beobachtet, so durchsetzt ist dieses von Plasmabrücken (Textfig. 3; T. I, F. 2). Auch die Grenze des Darmepithels nach aussen (gegen das Mesenchym) ist oft mehr oder weniger unscharf. Bei *Phaeonocara* habe ich im Schnitt beobachtet, dass die dorsoventralen Muskeln oft quer durch das Syncytium verlaufen (T. I, F. 3; vergleiche auch LUTHER 1921). Bei den Polycystididen scheint das Darmsyncytium um andere Organe herumzuziessen, was zu der paradoxen, von v. GRAFF (1882) zuerst bemerkten Tatsache leiten kann, dass diese — z. B. die Geschlechtsdrüsen — bei älteren Exemplaren bisweilen im Darm zu liegen scheinen. Die Kerne des Darmsyncytiums liegen in diesem Falle dicht unter dem Hautmuskelsack (vergl. Textfig. 3). Auch bei besonderen Allöocölen scheint eine ähnliche äusserst starke Syncytiierung des Darmepithels vorzukommen. BÖHMIG (1890), der ein Paar zur Gattung *Plagiostomum* gehörende Arten, *P. maculatum* und *sulphureum*, untersucht hat, lässt es unentschieden, »ob hier eine aus discreten Zellen bestehende Epithelschicht, oder aber eine Plasmamasse mit Kernen, ein Syncytium, vorhanden ist«. Bei einer nahestehenden Form, *Plicostoma bimaculatum*, hat BÖHMIG (l. c.) besonders interessante Erscheinungen in dieser Beziehung nachweisen können. Die Darmwand bildet hier eine Plasmamasse ohne Zellgrenzen und geht nach aussen hin in ein stark vakuolisiertes Gewebe über, das seinerseits in das Mesenchymgewebe übergeht. So unbestimmt wie die Begrenzung des Darmes nach aussen ist, so diffus ist sie nach innen dem Darmlumen zu, welches von dorsoventralen, anastomosierenden Plasmabrücken durchzogen ist. Im vorderen Teil des Darmes finden wir jedoch, nach BÖHMIG, eine eigentümliche, stark mäandrische Faltung der Darmwand; ihre innere Grenzschicht ist verdichtet und »macht schliesslich den Eindruck einer Cuticula, die von feinen Poren durchsetzt und mit kleinen Cilien bedeckt ist«. BÖHMIG nimmt an, dass diese Grenzschicht als Filtrierapparat dient. Das Wasser mit den darin enthaltenen gelösten Stoffen wird von dem unter der Grenzschicht liegenden Syncytium aufgenommen, während die festen

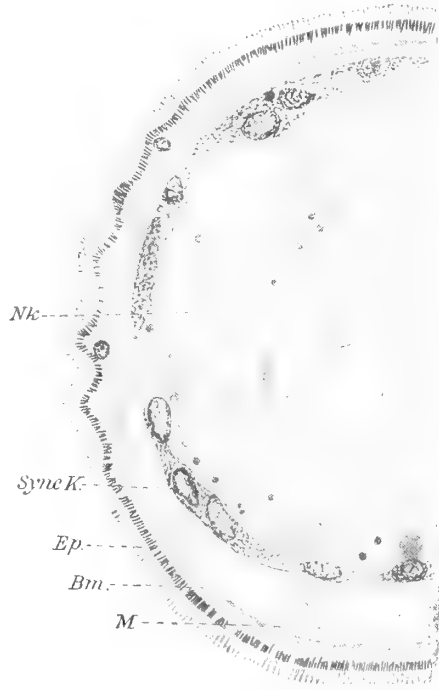


Fig. 3.

Acrorhynchus caledonicus. Teil eines Querschnitts durch den hinteren Teil des Körpers. — *Bm.* Basalmembran. — *Ep.* Epithel mit Rhabditen (schwarz). — *M.* Muskulatur. — *Nk.* Nahrungskörper. — *Sync. K.* Kern des Darmsyncytiums. — DELAF.

Hämatox. ⁵⁶⁰/₁.

Stoffe abfiltriert und erst weiter hinten im Darm in das Syncytium aufgenommen werden. In diesem findet man auch Diatomacéen-Schalen, Kieselnadeln u. s. w. Bevor diese Form näher untersucht worden ist, was sie besonders vom physiologischen Gesichtspunkt aus zu verdienen scheint, dürfte es zu früh sein, sich über die Theorie BÖHMIG'S zu äussern.

B. Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme.

Als Nahrungsobjekte kommen laut v. GRAFF (1908, S. 2573) »in erster Linie Crustacéen (Cladoceren, Ostracoden, Copepoden) in Betracht . . . dann Rotatorien . . . Ausserdem Infusorien, Hydroiden, Nematoden, Oligochæten (Naididen, Tubificiden, Lumbriculiden) und Bryozoen«. Weiter wird vorgehoben, dass der »Kannibalismus«, besonders das Fressen von Jungen und kleineren Individuen der eigenen oder anderer Arten eine nicht unwesentliche Rolle in der Nahrungsbiologie hierher gehörender Formen spielt.

Hierzu kann angemerkt werden, dass ich betreffs der kleineren Formen immer gefunden habe, dass die Rotatorien die gewöhnlichsten Beuteobjekte ausmachen; so z. B. betreffs *Stenostomum*, *Microstomum*, den *Dalyellia*-Arten u. s. w. Die grösseren Rhabdocölen (die *Mesostoma*-Arten u. s. w.) scheinen dagegen mehr grössere Beuteobjekte anzufallen (Daphnien, Copepoden, Würmer u. s. w.). Die Kost ist jedoch immer von mehr oder weniger gemischter Beschaffenheit. In dem Darne des *Stenostomum* habe ich z. B. oft Protozoen (gewöhnlich Amöben), kleine Würmer (Naiden etz.) und Algen (Diatomacéen, Desmidiéen u. s. w.) gefunden, gewöhnlich in mehr oder weniger reichlichem Detritusmaterial eingebettet. Der geringe Grad von Spezialisierung mit Rücksicht auf der Nahrung, zeigt sich auch darin, dass es im allgemeinen keine Schwierigkeit bietet die Rhabdocölen mit Nahrungssubstanzen, welche sie an ihrem natürlichen Aufenthaltsort nicht antreffen, zu ernähren (z. B. mit Teilen von Regenwürmern, Mehlwürmern, Butterfett u. s. w.).

Eine mit Rücksicht auf die Nahrungsbiologie besondere Gruppe bilden die exklusiven Schlammfresser. Hierher gehören natürlich Formen, welche im Schlamm leben, vor allem Arten der Gattung *Phænocora*. Bei *Phænocora unipunctata*, welche ich näher untersucht habe, ist der mit Schlammpartikeln angefüllte Darm graubraun. Wahrscheinlich bildet der Schlamm selbst mit seinem Gehalt an organischen Stoffen, toten Tieren und Pflanzenbestandteilen die eigentliche Nahrung des Tieres. Ganze Beuteobjekte findet man nie in seinem Darm. Man kann *Phænocora* in einer Glasröhre mit Schlamm ohne irgend welche, wenigstens makroskopisch sichtbaren, anderen Organismen bei guten Ernährungszustand halten. Sie halten sich auch meistens unten im Schlamm auf und kommen in grösserer Anzahl nur über die Schlammoberfläche heraus, wenn das Wasser fault. Scheinbar saugen sie jedoch auch lebende Beutetiere aus. FRANCOTTE (1881) behauptet, dass sie *Tubifex*, mit dem sie zusammen leben, überwältigen. SEKERA (1911) konnte eine

nahestehende Art mit Tubificid-Blut füttern und stellte fest, dass sie auch Ostracoden überfällt und aussaugt.

In gewissen Fällen ist es zweifelhaft, ob die im Darm antreffbaren fremden Objekte bei der Verdauung wirklich ausgenutzt werden oder ob sie nur unfreiwillig, zusammen mit den ordentlichen Nahrungsobjekten aufgenommen worden sind. So z. B. können manche Algen¹ und andere Organismen in den Darm hineinkommen bei Formen, welche den Rasen von kleinen Tierorganismen abfressen (Rotatorien, Vorticellen u. s. w.), die auf *Lemma*-Blätter u. s. w. vorkommen. Ich habe aber im allgemeinen nicht beobachten können, dass diese Algen deutliche Spuren von Verdauung zeigen. Manchmal kann man jedoch beobachten, dass das ganze Darmepithel bei *Stenostomum* einen schwachen gelbgrünen Farbenton hat, was darauf hindeuten könnte, dass eine Verdauung von Algenorganismen wirklich stattfindet.

Auch ist es zweifelhaft, ob Nematoden, gewisse Infusorien u. a., die im allgemeinen zu den Saprozoen gehören oder eine mehr kommensalische Lebensweise führen und die manchmal in dem Darm der Rhabdocölen antreffbar sind, wirklich zu den Nahrungsobjekten gehören. In allen Fällen, in welche ich solche Organismen bei den untersuchten Rhabdocölen beobachtet habe, sind die ersteren *lebend* gewesen. Es ist übrigens bekannt, dass die Rhabdocölen nicht selten mit parasitierenden Organismen verschiedener Sorten (meistens Sporozoen) behaftet sind, welche sowohl in dem Darm als auch in anderen Organen antreffbar sind.

Betreffs der Weise, auf welche die Beuteorganismen aufgenommen oder ausgenutzt werden, mag folgendes hervorgehoben werden. Charakteristisch für alle Formen mit *einfachem* Pharynxtypus und weitem Darmlumen ist es, dass die Nahrungsobjekte *ganz verschluckt* werden. Der wenig muskulöse Pharynxtyp bei diesen Formen erlaubt wohl kaum das Ausüben einer Saugwirksamkeit. Gewöhnlich werden die Nahrungsobjekte, wenigstens kleinere solche, durch kräftig schlagende Flimmerhaare am Mundrande in den Rachen gewirbelt und werden, nachdem sie in grösseren oder kleineren Mengen gesammelt sind, auf einmal verschluckt (OTT 1892). Grössere Beuteobjekte, Rotatorien oder dergl., welche verschluckt werden sollen, setzen natürlich einen hohen Grad von Erweiterungsfähigkeit bei dem Pharynx voraus.

Ganz anders wird das Verhalten bei Formen mit *zusammengesetztem* Pharynxtyp. Diese *saugen* gewöhnlich ihre Beute aus. Speziell gilt dies für Rhabdocölen mit *rosettenförmigem* Pharynx; tatsächlich habe ich nie ganze Beuteorganismen in deren Darm angetroffen (mit Ausnahme von kleineren Algenorganismen; vergl. jedoch oben), weshalb sie ausschliesslich darauf hingewiesen zu sein scheinen ihren Raub auszu-

¹ Hier wird natürlich von Formen mit Zoochlorellen (*Castrada*-Arten u. s. w.) oder solchen, welche *normal* beinahe ausschliesslich von Algen leben, abgesehen, z. B. *Promesostoma murmanicum* (laut v. GRAFF 1908, S. 2572). Die Behauptung v. GRAFF's, dass *Acrorhynchus caledonicus* zu den »Phytophagen« zu rechnen sein sollte, ist dagegen sicher unrichtig. Ich habe in seinem Darm nie etwas anders als Fragmente von *animalischen* Nahrungsobjekten angetroffen (vgl. Textfig. 13 b).

saugen. v. GRAFF (1907) beschreibt anschaulich, wie *Mesostoma Ehrenbergii* Wasser in den Darm pumpt (S. 2103—04). Dieser Beschreibung nach ist es erwähnenswert, dass das Wasser in den Pharynx (durch Retraktion des Pharynx unter Ausweitung des Pharynxmundes) aus der Pharyngealhöhle eingezogen wird. Dasselbe dürfte auch für die Nahrung gelten.

Bei den mit dem *tonnenförmigen* Pharynxtyp versehenen Dalyelliden beobachtet man dagegen nicht selten ganze Beutetiere (Rotatorien u. s. w.) in dem Darne. Dieses dürfte im Zusammenhang damit stehen, dass der Pharynx bei diesen Formen dehnbarer ist als bei dem rosettenförmigen Pharynxtyp. Wenigstens ist er mit kräftigen, schrägverlaufenden eigenen Pro- und Retraktormuskeln versehen, welche bei ihrer Kontraktion nicht nur eine Pro- bezw. Retraktion des Pharynx, sondern auch eine Ausdehnung desselben verursachen müssen. Dabei sind die Radialmuskeln bedeutend kräftiger als in dem rosettenförmigen Pharynx.

Nach dieser kurzgefassten Übersicht über Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme bei den Rhabdocölen gehen wir weiter und versuchen uns eine nähere Kenntnis von den Drüsen und Zellen zu verschaffen, welche im Zusammenhange mit der Verdauungswirksamkeit stehen.

C. Drüsenzellen im Pharynx.

Auf der Mundkante und im Pharynx münden immer mehr oder weniger zahlreiche Drüsenzellen ein. Die meisten von diesen sondern Schleim ab. Auf Schnittpräparaten färben sich diese äusserst intensiv mit Mucikarmin. Man kann auch den Schleim bei lebenden Tieren färben, wenn man die Tiere in einer Alizarinlösung verweilen lässt. So findet man oft die ganze Innenseite des Pharynxrohres bei *Stenostomum* mit einem blaugefärbten Schleimlager bekleidet. Bei den Dalyelliden wird dagegen nur der freie Greifwulst des Pharynx mit Alizarin intensiv blau gefärbt. Diese Verschiedenheit kommt daher, dass die Schleimdrüsenzellen bei *Stenostomum* der ganzen Länge des Pharynxrohres nach einmünden, während sie bei den *Dalyellia*-Arten nur auf dem Greifwulste münden. Auch bei *Mesostoma*, *Strongylostoma*, *Gyratrix* u. a. findet man nach Alizarinbehandlung mehr oder weniger stark gefärbte Sekretlinge an und innerhalb der Pharynxlippe, wo die Schleimdrüsen ausmünden. Bei *Mesostoma* kann man nebenbei oft gefärbte Sekretstriche beobachten, welche der Innenseite des Pharynx folgen und nach innen gegen den Darmmund konvergieren.

Auf Schnittpräparate findet man ausser diesen mehr oder weniger stark cyanophilen Schleimdrüsen auch Drüsenzellen, welche sich stark mit Eosin und Säurefuchsin färben. Man hat infolge des Verhaltens der Drüsenzellen zu Hämatoxylin bezw. zu Eosin oft eine Einteilung der Drüsenzellen in Schleimdrüsen gegründet, welche cyanophil, und Speichel- (oder Eiweiss-) drüsen, welche erythrophil sein sollten. Die ersteren enthalten dabei in der Regel ein mehr homogenes, die letzteren ein kör-

niges Sekret. Wie v. GRAFF betont (1907 S. 2102), kann indessen die Verschiedenheit im Verhalten zu den Farbstoffen auf Änderungen in der chemischen Zusammensetzung eines und desselben Sekrets beruhen.

Hierfür sprechen auch seine und meine eigenen Beobachtungen über die Pharyngealdrüsenzellen bei *Microstomum*. v. GRAFF (1882) unterschied zwei verschiedene Typen von »Pharyngealzellen»: 1) feinkörnige, stark mit Hämatoxylin färbbare Zellen, 2) ähnliche, jedoch blässere Zellen, zum grössten Teil von einer stark lichtbrechenden, homogenen Substanz angefüllt, die nur um den basal gelegenen Kern herum eine körnige Substanz enthalten. Die Frage, ob hier wirklich Zellen mit zwei verschiedenen Funktionen vorliegen, oder ob die homogenen Zellen bloss ein Entwicklungsstadium der granularen sind, lässt v. GRAFF offen. Er erwähnt jedoch, dass bei der Neubildung des Pharynx bei Teilindividuen die Drüsenzellen des Typus 2) zuerst und in grösserer Menge auftreten, was vielleicht so ausgelegt werden könnte, dass sie ein frühzeitigeres Entwicklungsstadium der granularen Drüsenzellen darstellen.

Auch ich habe bei dieser Art zwei Sorten Drüsenzellen beobachtet, von ungefähr demselben Aussehen wie v. GRAFF beschrieben hat. Die granularen Zellen sind weit zahlreicher, grösser (9—15 μ im Durchschnitt am Basis) und mit längeren Ausführungsgängen als die homogenen Zellen versehen. Die letzteren färben sich stark mit Mucikarmin, die ersteren mit DELAFIELD's Hämatoxylin (braunschwarz, schwächer mit anderen Hämatoxylinarten), was besonders für die grösseren, sekretgefüllten Zellen gilt (vergl. T. I, F. 4). Die granulären Zellen färben sich indessen auch mit Säurefuchsin. Gewöhnlich färbt sich nur der basale, um den Kern herumliegende, feinkörnige Teil des Plasmas, dagegen nicht die Sekretkörner mit Säurefuchsin. In anderen Fällen kommen sowohl in den Zellen als in deren Ausführungsgängen kleinere, schwach rotgefärbte Sekretkörner vor. Zwischen diesen Typen findet man verschiedene Übergangsstadien. Es geht hieraus hervor, dass das Sekret in den Granularzellen sowohl mit Hämatoxylin als auch mit Säurefuchsin gefärbt werden kann, je nach verschiedenen Funktionszuständen. Tatsächlich weiss man, dass Mucin granula von Hämatoxylin gefärbt werden, was bei Mucinogen dagegen nicht der Fall ist. Es ist deshalb wohl anzunehmen, dass die stärkere Färbbarkeit mit Säurefuchsin das Vorstadium der eigentlichen Sekretion kennzeichnet; während der späteren Periode wieder färben sich die Zellen hauptsächlich mit Hämatoxylin, dagegen nur schwach mit Säurefuchsin.

Die gewöhnliche mikroskopische Kontrastfärbung gibt also kaum einen sicheren Anhaltspunkt für die Beurteilung des Charakters des Sekrets in den verschiedenen Drüsenzellen. Ausserdem scheint eine und dieselbe Drüsenzelle etwas verschiedenartige Sekretsorten absondern zu können. Dieses geht aus den Resultaten bei Vitalfärbung hervor. Untersucht man die Pharyngealdrüsenzellen bei neutralrotgefärbten *Microstomum*, so findet man dicht über dem basal liegenden Zellkern eine stark rote Masse (Textfig. 4 a_1 — a_2). Mit schwächeren Vitalfarbstoffen erzielt man geringere Farbausfällungen, wodurch dann die umgebenden Bildungsvakuolen deutlicher hervortreten. Bei ausgepressten Drüsenzellen findet man oft mehrere kleine Vakuolen, die

bei Neutralrotfärbung rote Körner enthalten. Bei lebenden vitalgefärbten Tieren treten die Drüsenausführungsgänge oft als von der Mundöffnung strahlenförmig ausgehende, rotkörnige Linien auf. Dieses fällt auch bei *Stenostomum*, *Macrostomum* u. a. auf. Wenn man die Tiere in reinem Wasser hält, so verschwindet die Färbung nach einiger Zeit sowohl in den Vakuolen als auch in den Drüsenausführungsgängen.

Noch interessantere Resultate mit Vitalfarbstoffen habe ich mit Rücksicht auf die Pharyngealdrüsenzellen bei *Mesostoma lingua* und zahlreiche andere Formen

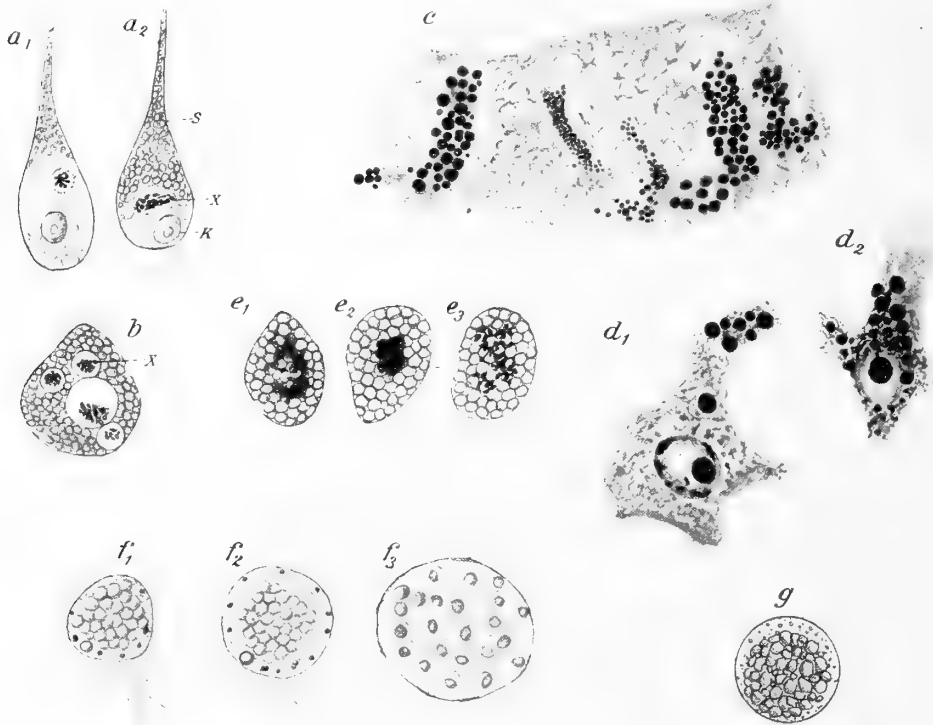


Fig. 4.

a_1 – a_2 *Microstomum lineare*. Pharyngealdrüsenzellen nach vitaler Färbung (Brillantkresylblau). — a_1 sekretarme, a_2 sekretgefüllte Zelle (K Kern, S Sekret, X gefärbte Masse). — b *Rhynchomesostoma rostratum*. Gewöhnliche Pharyngealdrüsenzelle nach vitaler Färbung (X gefärbtes Sekret). — c – e_3 *Phenocora unipunctata*; c Querschnitt mit Körnerkolben in verschiedener Sekretionstätigkeit. Eisenhämatox. — Säurefuchsin $^{650}/1$; d_1 – d_2 . Basale Teile einiger Körnerkolben, stärker vergrößert. Eisenhämatox. — Säurefuchsin $^{1200}/1$; e_1 – e_3 . Körnerkolben nach vitaler Färbung (Methylenblau). — f_1 – g *Stenostomum leucops*; f_1 – f_3 Körnerkolben, Veränderungen in Wasser; g Exkretzelle aus der Darmwand (»braune Drüse«).

mit Rosettenpharynx erhalten. Wenn *Mesostoma lingua* eine kurze Zeit (einige Stunden) in einer schwachen Neutralrotlösung lebt, so färben sich regelmässig zwei lateral liegende grosse Drüsenzellen und deren Ausführungsgänge intensiv rot (T. II, F. 2). Dagegen verhalten sich die übrigen Pharyngealdrüsen den Vitalfarbstoffen gegenüber ebenso wie bei den früher beschriebenen Formen. NIRENSTEIN (1920) hat bereits früher (vor 1913?) eine gleiche Beobachtung gemacht. Wir lesen nämlich bei ihm (S. 237): »Als Beispiel« (Vitalfärbung präexistierender Granula) »erwähne

ich einen Befund, den ich bei *Mesostoma Ehrenbergii* nach Vitalfärbung mit Neutralrot regelmässig erheben konnte: Von den Drüsenzellen des Pharynx waren regelmässig zwei Zellen, je eine rechts und links von der Medianlinie gelegen, von rot gefärbten Körnern dicht erfüllt. Die betreffenden Granula waren schon am ungefärbten Tier zu erkennen». Ich kann den Befund NIRENSTEIN'S bei *Mesostoma Ehrenbergii* bestätigen. Diese Drüsen, die ich ihrer Lage nach *Lateraldrüsen* nennen will, sind aber bei *M. lingua* noch grösser und stärker hervortretend. Ich habe sie weiterhin bei allen übrigen untersuchten Typhloplaniden-Gattungen wiedergefunden: bei *Rhynchomesostoma* (sp. *rostratum*), *Strongylostoma* (sp. *radiatum*), *Castrada* (sp. *Hofmanni*), *Bothromesostoma* (sp. *personatum*). Bei *M. productum* habe ich eine eigentümliche Abweichung konstatiert. Hier sind es nämlich nicht weniger als 5 solche mit Neutralrot stark färbare Drüsenzellen, welche von der Pharynxlippe in gleichem Abstand von einander ausstrahlen. Dieses Verhältnis bildet aber eine Ausnahme von der Regel betreffs der Typhloplaniden.

Bei den zu der Familie *Polycystididae* gehörenden Gattungen *Acorrhynchus* (sp. *caledonicus*) und *Polycystis* (sp. *nägeli*) habe ich ebenso regelmässig eine Gruppe von 4 kreuzweise entgegengesetzte Drüsenzellen im Pharynx beobachtet, welche mehr oder weniger stark mit Neutralrot gefärbt werden (T. II, F. 12; Textfig. 13 e). Nach ihrer charakteristischen Stellung zu einander nenne ich sie *Kreuzdrüsen*. Zwei liegen lateral, die beiden anderen median im Pharynx. Die Drüsenzellen liegen etwas unterhalb der äquatorialen Pharyngealfläche und münden mit langen, schmalen Ausführungsgängen auf dem freien Pharyngealrande. Nur in dem basalen Teil der Drüsenzellen verbleibt eine kleine Plasmapartie mit dem Kern ungefärbt, oft jedoch von umherliegenden gefärbten Sekrettröpfchen verdeckt, die im übrigen Teile dicht gedrängt liegen. Bei der dritten zu der Familie *Polycystididae* gehörenden Gattung *Phonorhynchus* scheinen die Kreuzdrüsen indessen zu fehlen oder sie haben wenigstens nicht die starke Vitalfärbbarkeit, welche die vorher genannten Gattungen charakterisiert.

Bei anderen untersuchten Repräsentanten für die Rhabdocölen-Gattungen, wo es Rosettenpharynx gibt, z. B. *Astrotorhynchus bifidus* (Familie *Astrotorhynchidae*), *Gyratrix hermaphroditus* (*Gyratricidae*), *Hyporhynchus venenosus* (*Trigonostomidae*), habe ich keine solche mit Neutralrot stärker hervortretenden Drüsenzellen im Pharynx beobachtet. In den gewöhnlichen Pharynxdrüsen aber kommen wie bei den vorher genannten Formen mehr oder weniger sparsam Sekretkörner vor, welche mit Neutralrot gefärbt werden.

Auch mit Hilfe von anderen Vitalfarbstoffen als Neutralrot kann man die Lateral- und Kreuzdrüsen leicht darstellen. So werden sie intensiv mit Bismarckbraun und Brillantkresylblau gefärbt (dagegen nur unbedeutend oder gar nicht mit Methylenblau).

Die Lateraldrüsen und Kreuzdrüsen sind von den Turbellarien-Anatomen nicht beobachtet oder beschrieben worden. Die Erklärung hierfür liegt darin, dass ihr Drüsensekret sich durch die gewöhnliche histologische Kontrastfärbung (z. B. Häma-

toxylin-Eosin) scheinbar nicht in irgend einer abweichenden Weise färbt. Dieses ist, meiner Ansicht nach, ein weiterer Beweis für die Unbrauchbarkeit dieser Methode Drüsensekret von verschiedenem Charakter deutlich auseinander zu halten. Nur nach einer genaueren Untersuchung von Schnittpreparaten, welche mit Eisenhämatoxylin (oder Hämalaun)- Säurefuchsin gefärbt sind, habe ich Zellen gefunden, welche ich als identisch mit den vital färbbaren Drüsenzellen bezeichne. Sie werden von Säurefuchsin gefärbt, jedoch nicht stärker als andere Drüsenzellen im Pharynx.

Auch bei lebenden Tieren kann man ohne Vitalfärbung die Lateraldrüsen kaum mit voller Sicherheit von den übrigen Pharyngealdrüsen unterscheiden, wenigstens bei älteren Exemplaren, wo die letzteren in ihrer ganzen Grösse entwickelt sind. Textfig. 4 *b* stellt eine gewöhnliche Pharyngealdrüsenzelle dar, die aus einem mit Neutralrot vital gefärbten älteren Tier ausgedrückt wurde (*Rhynchomesostoma rostratum*; die Pharyngealdrüsen bei *M. lingua* sehen genau ebenso aus). Unter einer Menge ungefärbter Schleimgranula (sie färben sich an Schnitten stark mit Mucikarmin) sieht man einige Vakuolen mit unregelmässigen, rotgefärbten Sekretklümpchen. Diese Drüsen sondern somit Schleim sowie eine geringere Menge vital färbbaren Sekretes ab. Bei mit Neutralrot gefärbten Exemplaren findet man in dem freien Pharynxrande oft feine, radüernde, rote Körnerbündel, die wahrscheinlich von vital färbbaren Granula in den Ausführungsgängen der Pharyngealdrüsen gebildet werden. Auch die ausserhalb des Pharynx gelegenen Drüsen sondern ein Schleimsekret ab, in dem jedoch oft eine grössere Anzahl Neutralrot-Granula vorkommt. *In den Lateraldrüsen dagegen bildet sich kein Schleim, sondern hier entstehen ausschliesslich vital färbbare Granula.*

Ich habe die Lateraldrüsen bei Jungen von *Mesostoma lingua* näher studieren können, welche in einem mit Neutralrot vital gefärbten Mutterindividuum zur Entwicklung gekommen waren. Die Jungen waren ganz ungefärbt, mit Ausnahme der Lateraldrüsen, welche mehr oder weniger intensiv gefärbt waren. Manchmal war, bei ein und demselben Exemplar, die eine Lateraldrüse bedeutend schwächer gefärbt als die andere.

Die Färbbarkeit steht in deutlichem Zusammenhange mit der Sekretmenge (vgl. T. II, F. 3 *a* und *b*). Während die stark gefärbten Drüsenzellen in voller Sekretionswirksamkeit sind, bezeichnen die schwächer gefärbten Zellen das Anfangs- oder Schlusstadium der Sekretion. In einer solchen schwach gefärbten Lateraldrüsenzelle tritt die vakuoläre Struktur des Plasmas sehr deutlich hervor. Sowohl in den Vakuolen als auch im Plasmaretikulum beobachtet man mehr oder weniger stark gefärbte Sekretkörner. Der grosse durchscheinende, meistens basal gelegene, etwas ovale Kern (Länge 12 μ) enthält einen grossen Kernkörper (4,5 μ). Die Lateraldrüsenzellen unterscheiden sich bei den Jungen von den übrigen Pharyngealdrüsen durch ihre Form, Grösse (Br. ca. 50 μ) und ihre deutlichen Ausführungsgängen.

Es ist sehr interessant, dass ganz ähnliche Drüsen auch bei gewissen *Hirudineen* angetroffen worden sind. Da die Peripharyngealdrüsen (»Speicheldrüsen») bei diesen Tieren zerstreut um den Pharynx herumliegen, kommen sie bei *Haementeria* als 2 Paar

grosse Pakete vor, deren Ausführungsgänge in den erweiterten Basalteil des Rüssels einmünden. Diese Drüsen werden mit Neutralrot intensiv rot gefärbt (KOWALEVSKY 1901). Welche spezielle Bedeutung ihr Sekret besitzt ist jedoch völlig unbekannt.

An dem Übergange zwischen dem Pharynx und dem Darm findet man bei mehreren Rhabdocölen (*Prorhynchus*, *Phænocora*, *Gyatrix* u. a.) Drüsenzellen, welche mit kürzeren oder längeren Ausführungsgängen in den Darmmund münden. Sie sondern nebst Schleim auch geringere Mengen vital färbbares Sekret ab. In der Funktion dürften sie von den vorher beschriebenen gewöhnlichen Drüsenzellen im Pharynx nicht abweichen.

D. Das Darmepithel.

Wie schon erwähnt worden ist (S. 52—53) kann man mit Rücksicht auf das Aussehen des Darmepithels die Rhabdocölen in zwei Gruppen einteilen; eine grössere Gruppe — Sect. *Lecitophora* (v. GRAFF) — wo die Epithelzellen gerne Syncytien bilden, weshalb das Epithel ein weniger regelmässiges Aussehen bekommt und das Darmlumen oft undeutlich oder stark beschränkt wird, sowie eine kleinere Gruppe — im Grossen und Ganzen Sect. *Hysterophora* (v. GRAFF) umfassend — wo das Darmepithel sowohl nach innen gegen ein geräumiges Lumen als nach aussen gut abgegrenzt ist und die Epithelzellen nie Syncytien mit einander bilden.

Das Darmepithel besteht bei diesen beiden Gruppen aus Drüsenzellen und assimilatorischen Zellen, die letzteren in überwiegender Anzahl. Bei einigen Gattungen kommen ausserdem Drüsenzellen vor, die eigentlich ausserhalb des Darmepithels liegen, welche aber ihr Sekret in das Darmlumen entleeren. Auch diese Drüsen müssen deshalb in Zusammenhang mit dem Darmepithel behandelt werden.

1. Drüsenzellen.

Hierher werden vor allem die Körnerkolben gerechnet, welche bei den meisten Rhabdocölen vorkommen. Innerhalb der Familien, wo die Syncytierung des Darmepithels am stärksten ist — *Gyatricidae*, *Polycystididae* u. a. — habe ich jedoch weder bei den ausgepressten Darmzellen noch auf Schnittpräparaten solchen Zellen finden können¹. Auch bei den Allöocölen sollen Körnerkolben in der Regel fehlen (v. GRAFF 1882) und das Darmepithel bloss aus einer Art zylindrischer bis kubischer oder keilförmiger Zellen bestehen. Ich habe jedoch bei *Monocelis fusca* im Quetsch-Präparat das Vorkommen verstreuter Darmepithelzellen festgestellt, die ihrem Aussehen nach mit den Körnerkolben näher übereinstimmen. Körnerkolbenzellen sind auch bei dem nahestehenden *Otomesostoma auditivum* gefunden worden. In anderen Fällen kann das Vorkommen von Körnerkolben sogar bei ein und derselben Art wechselnd sein; bei gewissen Exemplaren sind sie vorhanden, bei anderen fehlen

¹ LUTHER (1904) gibt jedoch an, dass Körnerkolbenzellen bei *Gyatrix* vorkommen sollen.

sie (beispielsweise *Stenostomum*, vergl. S. 64). Diese Schwankungen in dem Vorkommen der Körnerkolben sprechen dafür, dass sie für den Verdauungsprozess nicht streng notwendig sind, sondern dass ihre Funktion von anderen Zellen übernommen werden kann.

Die Grösse dieser Zellen ist ziemlich konstant. Sie messen gewöhnlich ca. 20 μ im Diam. (19–20 μ bei *Stenostomum leucops*, 15–20 μ bei *Microstomum lineare*, 17–20 μ bei *Phænocora unipunctata*, ca. 25 μ bei *Mesostoma lingua* u. s. w.). Nur bei *Stenostomum leucops* enthalten sie manchmal ausser dem gewöhnlichen Tropfensekret auch eine kleine Anzahl fettartiger Körner sowie Endoplasmakörner, welche letzteren Neutralrot aufnehmen. Die Körnerkolben bei dieser Art weichen auch darin ab, dass sie wie die Assimilationszellen (vergl. S. 70) mit Flimmerhaaren versehen sein können.

Ich habe den Bau der Körnerkolben bei *Phænocora unipunctata* näher studiert. Sie befinden sich in grosser Anzahl besonders in der Umgebung des Darmmundes, wo sie sich am schärfsten abzeichnen. An Schnittpräparaten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, erscheint der Zellkörper selbst sternförmig mit einem grossen, bläschenförmigen Kern, der eine Nukleole enthält (Textfig. 4, d_1 – d_2). Von diesem basalen Teil an wird die Zelle nach aussen hin etwas schmaler, biegt sich in diesem schmäleren Teil oft knieförmig und erweitert sich nachher zu dem eigentlichen sekretführenden Teil, der sich bis zum Darmlumen erstrecken kann. Im Übrigen variiert das Aussehen und die Sekretfüllung der Zellen stark. Bald sind sie schmal, zusammengedrückt und enthalten bloss kleine Tröpfchen, bald sind sie schwellend mit grossen Sekrettröpfchen gefüllt (vergl. Textfig. 4 c und T. I, F. 3). Im ersteren Falle hat der basale Teil der Körnerkolbenzellen oft ein Aussehen wie Textfig. 4 d_2 es zeigt; um den Kern herum treten eine Menge Sekrettröpfchen auf, die so gelagert sind, dass man den Eindruck erhält, als diene der Kern ihnen als Bildungszentrum. Im zusammengedrückten distalen Teil der Zelle kann das Sekret noch fehlen, in späteren Sekretionsstadien füllt sich jedoch auch dieser Teil mit Sekrettröpfchen. Diese sind anfangs klein und in grosser Anzahl dicht gepackt, werden jedoch später immer grösser und zerstreuter, wobei sich die Zahl der Tröpfchen durch Verschmelzung oder Sekretion verringert. Gleichzeitig hiermit entleert sich das Sekret des basalen Teiles der Zelle (Textfig. 4 d_1).

Wie bei den Tricladen wird das Körnerkolbensekret stark von Eisenhämatoxylin gefärbt, dagegen im Allgemeinen nicht von vitalen Farbstoffen. Bei einigen Formen habe ich jedoch interessante Abweichungen von der letztgenannten Regel beobachtet.

So bei *Phænocora unipunctata*, *Bothromesostoma* sp.¹ und *Monocelis fusca*. Die Körnerkolbenzellen bei *Phænocora* zeigen dieselben eigentümlichen Vitalfärbungs-

¹ Die Exemplare, welche ich von der letzteren Art untersucht habe, waren vollständig unpigmentiert (weiss). Sie lebten mit dem gewöhnlichen, stark pigmentierten *B. personatum* oft zusammen. Ich habe sie mit *B. Essenii*, mit welcher Art sie in Bezug auf Farbe und Grösse am nächsten übereinstimmten, nicht sicher identifizieren können; eine genauere anatomische Untersuchung habe ich jedoch nicht vorgenommen.

erscheinungen, wie bei *Uteriporus* (vergl. S. 48). Wenn man die Tiere mit Neutralrot oder Methylenblau färbt, so sieht man nach einigen Tagen ungefähr in der Mitte jeder Körnerkolbenzelle eine gefärbte Masse, die besonders anfangs ziemlich diffus ist (Textfig. 4 e_1). Bald bildet sie einen gut abgegrenzten Klumpen (Textfig. 4 e_2), bald — besonders in Körnerkolben, die mit grossen Sekrettröpfchen gefüllt sind — findet man kleine (2—3 μ) verstreute, kurz stäbchenförmige oder runde, gefärbte Körper (Textfig. 4 e_3). Wenn man die so gefärbten Tiere auf zwei Kulturen verteilt, von denen die eine täglich gefüttert wird, die andere dagegen hungert, so sieht man im ersteren Falle, wie die gefärbten Körnchen in den Körnerkolben bereits nach einigen Tagen verschwinden. Bei den hungernden Tieren ist die Körnerkolbenfärbung sogar noch nach mehreren Wochen vorhanden, obwohl sie auch hier allmählich verschwindet. Diese Erscheinungen stehen zweifelsohne im Zusammenhang mit der schnelleren und vollkommeneren Entleerung des Körnerkolbensekretes bei den gefütterten Tieren. Es scheint, dass der Farbstoff nur langsam in die Körnerkolben hineindiffundiert, in denen er von einem speziellen sauren Sekret, das zugleich mit dem gewöhnlichen, nicht vital färbbaren Sekret vorkommt, aufgenommen und gespeichert wird. Vielleicht könnten diese färbbaren Sekretkörnchen dieselbe physiologische Bedeutung haben wie die Neutralrotgranula in den Pharyngealdrüsen. Die Art, in welcher die Färbung erscheint (vgl. oben), könnte ja auch darauf hindeuten, dass die Grundlage für die Vitalfärbung von äusserst kleinen, sauren Endoplasmakörnchen gebildet wird, die als Speicherungsmittel für die in die Körnerkolbenzellen hineindiffundierenden Vitalfarbstoffe dienen. Unter ständigem Niederschlag des gelösten Farbstoffes sowie durch Absorption neuer Farbstoffmoleküle geben diese schwellbaren Plasmakolloide die Veranlassung zur Bildung der kleinen, mikroskopisch sichtbaren Partikel. Wahrscheinlich findet sekundäre Endosmose des Farbstoffes von Seiten der angrenzenden Zellen statt; darauf deutet der Umstand hin, dass die Färbung gewöhnlich nicht sofort eintritt und dass sie sich auch bei Tieren zeigt, die nach der Färbung in reinem Wasser leben mussten.

Bei *Bothromesostoma* und *Monocelis* hat das färbbare Sekret ein mehr typisch tropfenförmiges Aussehen. Oft werden diese Farbenblasen bedeutend grösser als die gewöhnlichen Sekrettropfen. Bei *Monocelis* findet man nicht selten kleine, körnige Niederschläge in den Farbenblasen (T. II, F. 1 *b*). Wie bei *Phenocora* tritt die Färbung gewöhnlich nicht unmittelbar sondern erst nach einem oder mehreren Tagen hervor.

Jetzt steht noch übrig einige Wörter von den eigentümlichen Körnerkolbenzellen - bei *Stenostomum leucops* zu sagen. Sie enthalten in einem zentralen oder etwas exzentrischen Klümpchen lichtbrechende, runde Tröpfchen. Vom Aussehen der gewöhnlichen Körnerkolben bei den Rhabdocölen unterscheiden sie sich in vielen Beziehungen (vgl. Textfig. 4 f_1).

Auch in ihrem Verhalten zum Wasser zeigen die Körnerkolben bei *Stenostomum* Eigentümlichkeiten, die sich bei den entsprechenden anderen Turbellarien nicht wiederfinden (vergl. Textfig. 4, f_1 — f_3). Ein Teil der ins Wasser ausgedrückten

Körnerkolben befindet sich offensichtlich bereits von Anfang an in nekrotischem Zustande und ist unbeweglich. Die meisten schwimmen jedoch mit Hilfe ihrer Cilien rückweise hin und her. Die Bewegungen dauern gewöhnlich ein paar Minuten (einmal konnten Bewegungen während circa 25 Minuten beobachtet werden) und hören allmählich auf. Die Cilien legen sich zu einer Troddel zusammen. Plötzlich erfahren die Zellen eine starke Volumenvergrößerung, die Tröpfchen rücken hierbei weit von einander ab und liegen wie glänzende Perlen in der hyalinen Hülle. Es ist mir nie geglückt, ein eigentliches Bersten zu beobachten.

Doch nicht nur dem Wasser gegenüber zeigen die Körnerkolben bei *Stenostomum* so eigentümliche Erscheinungen. Untenstehende Tabelle zeigt, dass sie sich auch in anderen Beziehungen abweichend verhalten.

| Das Verhalten der Körnerkolben gegenüber: | <i>Stenostomum</i> | Anderen Turbellarien |
|---|---|---|
| Wasser | Anschwellend (die »Körner« lösen sich nicht). | Unverändert |
| Säuren (Konzentr. HCl, HNO ₃ , H ₂ SO ₄). | Schnelles Schrumpfen nach dem Anschwellen. Keine sichtbaren Veränderungen in den »Körnern«. | Koag. und Schrumpfung, nachher Ausdehnung u. Auflösung (die »Körner« verschwinden). |
| Alkalien (NH ₄ OH, NaOH, KOH). | Keine sichtbaren Veränderungen. | Die »Körner« schmelzen schnell u. verschwinden. |

Wie ersichtlich zeichnen sich die Körnerkolben bei *Stenostomum* durch eine beachtenswerte Widerstandskraft äusseren chemischen Einwirkungen gegenüber aus. Ebenso ist es klar, dass die »Körner« in den Körnerkolben bei *Stenostomum* nicht die gleiche Zusammensetzung wie das Tröpfchensekret in gewöhnlichen Körnerkolben haben können. Worauf der Unterschied in den Reaktionsverhältnissen beruht, dürfte jedoch schwer zu sagen sein.

Zum Schluss habe ich das Vorkommen von Körnerkolben bei Tieren untersucht, die an verschiedenen Orten gefangen worden waren, und noch eine Eigentümlichkeit festgestellt. Die Körnerkolben kamen ohne Ausnahme in Exemplaren vor, die zum Teil von *Salvinia*-Blättern in einem grösseren, dem Zoologischen Institut in Lund gehörigen Aquarium (Frühjahr 1919), teils aus einigen Orten Mittelschwedens (Ende August 1921) stamten. Dagegen konnte ich sie bei Tieren, die an zwei Stellen in der Umgebung von Lund (Frühjahr und Sommer 1919) gefangen worden waren, nicht finden, trotzdem in beiden Fällen gegen 100 Exemplare untersucht wurden. LUTHER (1904) hat bei derselben Art die Körnerkolben »mehr zerstreut stehend, aber doch in der Nähe des Darmmundes am zahlreichsten« gefunden. Wenn er nicht möglicherweise die sogenannten »braunen Drüsen«, die nicht hierher gehören (vgl. S. 65) für Körnerkolben gehalten hat, so hat er wohl dieselben Gebilde wie ich gesehen. OTT (1892), der doch *Stenostomum leucops* besonders untersucht

hat, erwähnt die Körnerkolben mit keinem Wort. Es kann also kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Körnerkolben bei *Stenostomum* nur wenig konstant sind. Bei *Stenostomum tenuicauda* v. GRAFF, erwähnt v. GRAFF (1911) Drüsenzellen, die nach T. 2, Fig. 20 zu urteilen, durch ihre Grösse und ihre helle, vom übrigen Darmepithel absteckende Farbe sehr an die Körnerkolben bei *Stenostomum leucops* erinnern. Dagegen erwähnen weder er noch andere in Betracht kommende Forscher derartige Zellen bei *Stenostomum grande* (CHILD) oder *Stenostomum agile* (SILLIM.). Ich bin überzeugt davon, dass derartige Variationen nicht durch Verschiedenheiten der äusseren Umstände, der Nahrung u. s. w. verursacht werden, und zwar deshalb, weil ich mit besonders reichhaltigen Material gearbeitet habe und weil dieses Material so gesammelt wurde, dass die Jahreszeit keinerlei Beeinflussung ausüben konnte.

Unter den gewöhnlichen flimmernden Darmzellen bei *Stenostomum leucops* zerstreut kommen ausser den Körnerkolben einige andere Elemente vor, die bis jetzt ohne jegliche physiologische Motivierung »braune Drüsen« genannt worden sind (Textfig. 4 g). Diese Bezeichnung scheint durch VEJDovsky (1882) eingeführt worden zu sein. Sie kommen typisch als grössere oder kleinere Sammlungen lichtbrechender, oft etwas dunkel gefärbter, eckiger Körner vor, und zwar entweder auf dem Darm oder zwischen den Darmzellen eingeklemmt. Schon die Farbe und Form der Körner lässt es als unwahrscheinlich erscheinen, dass sie eine Art Drüsensekret (vgl. oben) sein sollten. Weiterhin bilden sie durchaus nicht immer gut begrenzte Massen; oft findet man anstatt der »braunen Drüsen« einen gleichförmigen Belag von solchen Körnern auf dem Darm. Durch vitale Farbstoffe, z. B. Neutralrot, färben sie sich gewöhnlich nicht oder bloss schwach; nur mit Alizarin färben sie sich intensiv (blau). Sie lösen sich leicht in Säuren, auch in verdünnten (2 % Essigsäure, HCl, HNO₃, H₂SO₄), dagegen nicht oder nur unbedeutend in Alkalien (Ammoniak, konz. NaOH). Ausserdem sind sie in Wasser (auch kochendem), Alkohol und Äther unlöslich. Diese Reaktionsverhältnisse erinnern an das, was WILLEM und MINNE (1899) bezüglich der Kloragogenkörner bei *Lumbricus* festgestellt haben; auch diese sind in Säuren löslich (verdünnte HCl) dagegen nicht in Alkalien, mit Ausnahme von 5 % KOH (? Ref.).

Es ist schwer sich über das Vorkommen derartiger Körnerbildungen bei anderen *Stenostomum*-Arten einen Begriff zu machen, weil einerseits die Artbeschreibungen oft recht dürftig sind, und andererseits nicht selten Verwechslungen mit den Körnerkolbenzellen stattfinden. Nach v. GRAFF (in Das Tierreich, 1913) enthalten die Darmwände bei *Stenostomum unicolor* »Drüsen mit schwärzlichen Konkrementen«. Der Darm bei *Stenostomum gilvum* soll nach BÖHMIG (v. GRAFF l. c.) im allgemeinen eine blassgraue Farbe haben, von der jedoch einzelne braune Zellen abstecken, und VEJDovsky (1882) beschreibt den Darm bei *Stenostomum fasciatum* als von einer braunen Pigmentschicht bedeckt. Da derartige Gebilde für andere *Stenostomum*-Arten nicht beschrieben werden, so muss man wohl annehmen, dass es jedenfalls nicht konstant vorkommende Gebilde sind, wie sich dies ja auch bei *Stenostomum leucops* erwiesen hatte. Auch bei der nahestehenden Gattung *Rhynchoscolex* scheinen sie

inkonstant zu sein. *Rh. vej dovskýi* ist, nach SEKERA (GRAFF l. c.), mit zahlreichen, im Darmlumen mündenden, kirschförmigen, braunen Drüsenzellen versehen, die fast metamer angeordnet sind. Eine *Rh. sp.* die von PLOTNIKOV (GRAFF l. c.) beschrieben wird, soll derartige Darmdrüsen jedoch nicht besitzen.

Es ist unmöglich an der Drüsennatur der »braunen Drüsen« festzuhalten. Das, was im Obigen über deren morphologisch-chemischen Eigenschaften und Ausbreitung gesagt worden ist, kann auf keine andere Weise ausgelegt werden, als dass es sich um *Exkretansammlungen* handeln müsse. Es ist mir übrigens gelungen experimentell nachzuweisen, dass diese Elemente nicht zu dem eigentlichen Darmepithel gehören, sondern Amöbocyten sind, die mit Exkretstoffen geladen von aussen in den Darm hineindringen und ihre Exkretprodukte in das Darmlumen entleeren (vgl. Teil II).

Drüsenzellen, welche ausserhalb des Darmepithels liegen, deren Ausführungsgänge aber zwischen dem Epithelzellen des Darmes eingekeilt liegen, sind von BÖHMIG (1890) für *Vorticeros auriculatum* und von GRAFF (1882) für *Dalyellia viridis* beschrieben worden.

Solche Drüsenzellen habe ich auch bei *Prorhynchus stagnalis* beobachtet. Auf Schnittpräparaten durch Tiere, welche vor oder mehrere Tage nach der Fütterung fixiert worden sind, findet man sowohl ausserhalb als auch in dem Darmepithel stark blaugefärbte (Hämatoxylin) Sekretballen, einzeln oder zu Klumpen verschmolzen, die oft von kolossaler Grösse sind (T. I, F. 5, 6). Ähnliche, aber kleinere Sekretballen kann man auch in den gewöhnlichen amöboiden Assimilationszellen beobachten. Die Sekretklumpen bestehen, wie auch aus ihrer Färbbarkeit mit Mucikarmin hervorgeht, wenigstens teilweise aus Schleim. Während der Verdauung wird dieses Sekret in das Darmlumen entleert (vergl. T. I, F. 7, 8); hier und da im Darmepithel beobachtet man die zusammengedrückten Ausführungsgänge der Drüsenzellen. Unter den Nahrungsmassen sieht man grössere oder kleinere, weniger färbbare Sekretballen, die jedoch in kleinere Tropfen aufgeteilt wurden. An diesen Sekretropfen kleben Nahrungspartikel, Karminkörner oder andere feste Partikelchen der Nahrung fest und werden nachher von den Darmzellen aufgenommen. Bei dieser Art habe ich Körnerkolben nur am Darmmunde gesehen, wo sie ziemlich dicht angehäuft sind.

2. Assimilationszellen.

Von den assimilierenden Darmzellen bei den Rhabdocölen kann man zwei ganz verschiedenartige Grundtypen unterscheiden: 1) Amöboidzellen, 2) Flimmerzellen.

Bei den meisten Rhabdocölen gehören die assimilierenden Darmzellen ausschliesslich von der erstgenannten Arten. Nur die Sect. *Hysterophora* von den Rhabdocölen ist durch ein flimmerndes Darmepithel gekennzeichnet (auch bei einem Allöocöl, *Euporobothria bohemica* VEJD. soll das Darmepithel flimmernd sein). Dieser Unterschied ist von GRAFF (1907, S. 2128) klar hervorgehoben worden. Die Gattung *Prorhynchus* bildet jedoch eine Ausnahme; obgleich zu der Sect. *Hysterophora* angehörend hat sie typische Amöboidzellen (vergl. das Folgende).

Der am meisten hervortretende Unterschied zwischen diesen beiden Zelltypen ist, wie der Name angibt, der, dass die Amöboidzellen oft deutliche amöboide Bewegungen durch Aussenden von breiten hyalinen Pseudopodienfortsätzen (Textfig. 5 a) zeigen, aber keine Cilienbekleidung haben, während eine solche bei den Flimmerzellen vorhanden ist, welche ihrerseits keine amöboide Bewegungsfähigkeit besitzen.

Ein anderer Unterschied ist der, dass die Flimmerzellen im Durchschnitt kleiner als die Amöboidzellen sind und nicht so starke Grössevariationen je nach dem Nahrungszustand zeigen wie die letzteren. So variieren die Flimmerzellen bei *Microstomum lineare* zwischen 19—22 μ , bei *Stenostomum leucops* zwischen 8—18 μ und bei *Macrostomum tuba* zwischen 19—29 μ ; die Durchschnittvariation bei den beiden letztgenannten Arten ist jedoch geringer (10—15 μ für *St. leucops* laut GRAFF 1875). Zum Vergleich kann mitgeteilt werden, dass die Amöboidzellen bei *Pro-rhynchus stagnalis* zwischen 18—45 μ variieren (Durchschnittsgrösse ca. 25 μ), bei *Mesostoma lingua* zwischen 20,4—48,8 μ (Durchschnittsgrösse ca. 30 μ). Der Nahrungszustand, in welchem die Zellen sich befinden, spiegelt sich viel deutlicher in der Grösse der Amöboidzellen als in derjenigen der Flimmerzellen wieder; die Amöboidzellen bei Hungertieren sind immer bedeutend kleiner als bei wohlgenährten Tieren (vergl. Textfig. 5 c₁—c₃). Ähnliche Verhältnisse konnten wir früher betreffs der Amöboidzellen bei den Tricladen konstatieren.

Wir gehen nunmehr zu einer näheren Untersuchung der beiden genannten Zelltypen über.

a. Die Amöboidzellen.

Wenn man die Darmzellen in Wasser durch vorsichtigen Deckglasdruck isoliert, so findet man oft in der Pressmasse, nebst ganzen isolierten Amöboidzellen, auch solche, welche mehr oder weniger mit einander zusammenhängen (Textfig. 5 b). Dieses beruht wie ersichtlich auf die Geneigtheit der amöboiden Zellen, mehr oder weniger mit einander zu Syncytien zusammenzuschmelzen. In gewissen Fällen geht diese Syncytiierung so weit, dass es einem kaum gelingt die Zellen isoliert zu bekommen, sondern nur grössere oder kleinere Plasmamassen. Bei *Dalyellia cuspidata* habe ich bei Pressung den ganzen Darm als eine einzige zusammenhängende Plasmamasse isolieren können. Bei stärkerem Druck wurde die Plasmamasse ausgedrückt, bekam aber, als der Druck aufhörte, wieder ihre vorige Form. Die Zellen zu isolieren gelang nicht; wahrscheinlich war die Syncytiierung zu stark. Auch bei *Gyatrix*, *Acro-rhynchus* u. a. kann man ähnliche Verhältnisse beobachten. Beim Zerdrücken der Tiere erhält man selten ganze Darmzellen, dagegen oft zusammenhängende plasmatische Massen oder Syncytien (vergl. Textfig. 7 d); hier und da kommen Einschnürungen vor, die wahrscheinlich die Verschmelzungsgrenzen zwischen den einzelnen Epithelzellen angeben.

In gewöhnlichen Fällen kann man indessen die Darmzellen leicht bei Pressung isolieren. Sie enthalten je nach dem Nahrungszustand eine wechselnde Anzahl Nah-

rungskörper und Vakuolen. Oft sieht man auch gelbbraune, feinkörnige Exkretballen oder einzelne lichtbrechende, mehr oder weniger eckige Körner. Textfig. 5 c_2 stellt eine Darmzelle von einem hungernden *Mesostoma lingua* dar. Fettröpfchen und andere Nahrungskörper fehlen hier vollständig; statt dessen finden sich grössere und kleinere Vakuolen mit dunkel gefärbten Konkrementen, sowie kleine Körnchen im Plasma. Ein völlig anderes Aussehen hat eine Darmzelle von einem eben ge-

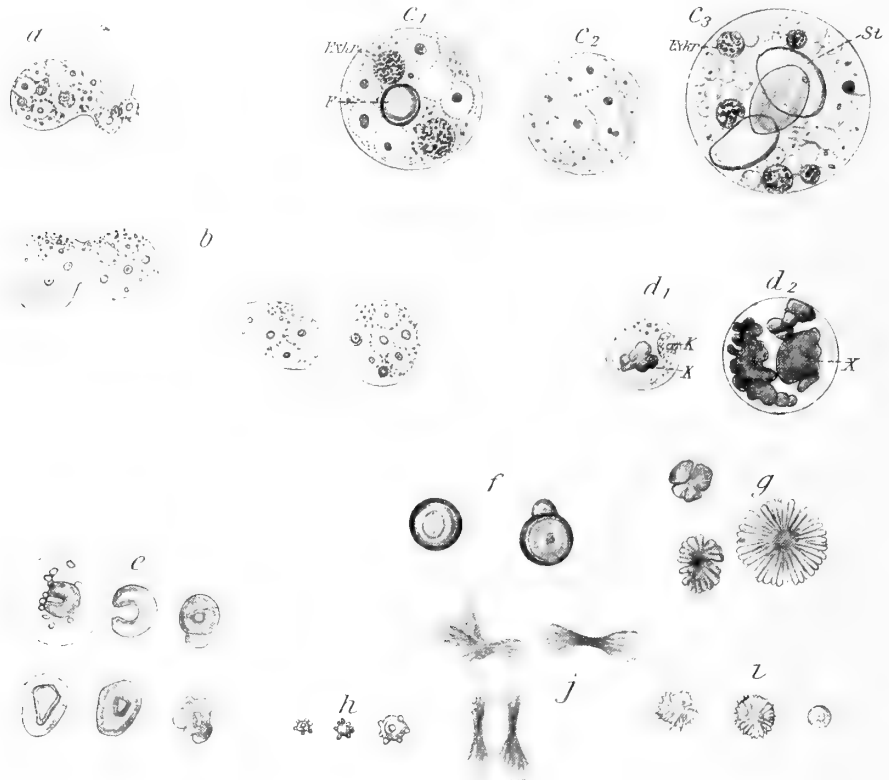


Fig. 5.

a, b *Prorhynchus stagnalis*; *a* Darmzelle mit Pseudopodien; *b* Syncytium, von vier Darmzellen gebildet. — c_1 – d_2 *Mesostoma lingua*; c_1 – c_3 Amöboide Darmzellen in verschiedenen Nahrungszuständen: c_1 aus einem eben gefangenen Tier, c_2 aus einem Hungertier, c_3 nach Fütterung mit Wurmstücken und Stärke. *Exkr.* Exkretballen, *F.* Fett(Öl)tropfen, *St.* Stärke; d_1 – d_2 »Vakuolzellen« nach Neutralrotfärbung, *X* gefärbte Ausfällungen. — *e*–*j.* Vakuolenkonkremente von verschiedenen Typen.

fütterten Exemplar (Textfig. 5 c_3). Die Zelle ist in diesem Falle mit runden Nahrungskörpern (»Chyluströpfchen« nach GRAFF), Fettröpfchen und graubraunen Exkretballen strotzend gefüllt, die die Zelle fast bis auf den doppelten Durchmesser als wie im vorhergehenden Falle ausweiten. In der abgebildeten Zelle sieht man ausserdem drei Stärkekörner, die zusammen sicher fast das ganze ursprüngliche Volumen der Zelle einnehmen.

Die Vakuolenmenge nimmt bei Hunger stark zu und die Vakuolen erreichen hierbei oft eine bedeutende Grösse. Man stösst oft auf Zellen mit einer einzigen,

riesengrossen Vakuole, die die Zelle scheinbar ganz und gar ausfüllt, oder einen peripheren Plasmasaum mit dem Kern noch Platz gibt. Solche Vakuolen habe ich besonders zahlreich und typisch bei *Mesostoma lingua* bemerkt (Textfig. 5 d_1-d_2). Die Vakuole enthält gewöhnlich ein rundes, bis hantelförmiges Konkrement. — Wenn man die Tiere mit Neutralrot vital färbt, so nehmen besonders gewisse Vakuolen den Farbstoff auf und werden durch ihn lebhaft fuchsinrot gefärbt. Gleichzeitig mit der Färbung kommt es indessen auch zu einem Niederschlage des Farbstoffes, so dass allmählich gewaltige, unregelmässige, gefärbte Klümpchen entstehen, wobei sich die Vakuolen schnell zu vergrössern scheinen. Textfig. 5 d_1 stellt eine Zelle (Durchschnitt 26,8 μ) dar mit einem grossen, gefärbten Konkrement in einer verhältnismässig kleinen, dunkelroten Vakuole. Das Zellplasma bildet um die Vakuole noch eine recht dicke, körnige Wand; bei K. sieht man den Kern. Die Zelle d_2 (40,4 μ im Durchmesser) stammt von demselben Exemplare. Die Vakuole ist hier in dem Masse vergrössert, dass es überhaupt nicht mehr möglich ist Plasmawand und Zellkern zu entdecken. In der Vakuole sieht man mehrere riesige, gefärbte Konkremente. Die Vakuolenflüssigkeit ist bedeutend schwächer gefärbt als im vorhergehenden Fall. Vollständig gleiche Erscheinungen habe ich bei *Rhynchomesostoma rostratum* beobachtet. Nach Färbung mit Neutralrot erwies es sich, dass die erwähnten Zellen ihre lebhaft rote Vakuolenfärbung oft beibehalten, während die angrenzenden Gewebe sich allmählich entfärben. Dies könnte dahin ausgelegt werden, dass sie Farbstoffe aus der Umgebung aussaugen und dieselben nachher in ihren Vakuolen ausfällen. Nach Färbung mit Methylenblau bleiben die Vakuolen ungefärbt (mit oft deutlich blauen Konkrementen).

Die zuletzt beschriebenen Darmzellen unterscheiden sich in ihrem Aussehen — die grosse Vakuole, das Fehlen von Nährkörpern u. s. w. — recht wesentlich von den gewöhnlichen amöboiden Zellen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass sie nur eine Funktionsstufe der letzteren darstellen. Die grossen gelblich-roten Fettröpfchen, die man so oft in den Darmzellen der *Mesostoma*-Arten findet, dürften bei ihrer Verflüssigung die Entstehung besonders grosser Vakuolen veranlassen. Im Zusammenhang hiermit findet man auch, dass Arten mit besonders grossen Fettröpfchen in den Darmzellen auch Vakuolen von oft ungewöhnlicher Grösse haben. So verhält es sich z. B. mit *Rhynchomesostoma rostratum*, *Strongylostoma* und *Gyatrix hermaphroditus* (vergl. auch die »Vakuolenzellen« bei *Stenostomum*, S. 71).

Man muss somit annehmen, dass eine Amöboidzelle, die ein besonders grosses Fettröpfchen aus der Nahrung aufgenommen hat, beim Abbau desselben eine Umwandlung durchmacht, die zur Bildung der »Vakuolenzellen« führt.

In allen Vakuolen, unabhängig der Grösse, kommen gewöhnlich gelbgraue bis etwas dunkelgefärbte, lichtbrechende Konkremente vor. Diese können wechselnde Formen haben. Meistens sind sie rund oder etwas hantelförmig, nicht selten mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet (Textfig. 5 $e-j$). Manchmal sind sie rosettenförmig (e) oder deutlich kristallisiert (i, j). Auch die Grösse dieser Konkremente variiert. Bei *Prorhynchus stagnalis* sind sie gewöhnlich 1—2 μ im Durchschnitt. Sie

können aber bei hungernden Tieren besonders gross werden; es sind in solchen Fällen Konkreme mit einem Durchmesser bis zu 6 μ beobachtet worden. Mitunter findet man zwei Konkreme in ein und derselben Vakuole. Es ist wahrscheinlich, dass die Vakuolenkonkremente zum Teil aus unlöslichen Dissimilationsprodukten gebildet werden, welche bei dem Abbau der Nahrungskörper in dem Plasma (speziell demjenigen der Öltropfen) entstehen. Zum überwiegenden Teil müssen sie indessen als aus den Exkretionsprodukten entstanden angesehen werden, welche letztere sich vom Meseuchym im Darmepithel sammeln (vgl. weiter Teil II).

b. Die Flimmerzellen.

Die Flimmerzellen lassen sich mit Leichtigkeit durch Druck von einander isolieren, zum Unterschied was es nicht selten betrifft der Amöboidzellen der Fall ist (vgl. oben). Nur bei *Alaurina composita* habe ich beobachtet, dass die Darmzellen mehr oder weniger mit einander zusammenschmelzen. Auch v. GRAFF (1907) hebt betreffs der Darmzellen bei den zu Sect. *Hysterophora* hörenden rhabdocölen Gattungen hervor: »es treten niemals jene Verschmelzungen mit den Darmzellen und jene oft bis zum Schwund des Darmlumens führenden Verlängerungen ein wie bei den übrigen Rhabdocölen« (S. 2128).

Die folgende Beschreibung von den Flimmerzellen gründet sich auf die Verhältnisse bei *Stenostomum leucops*. Bei den Gattungen *Microstomum*, *Alaurina* und *Macrostomum* kommen vollständig gleichartige Zellen vor.

Die Flimmerzellen (Textfig. 6 a) sind gewöhnlich stark bewimpert; die einzelnen Cilien erreichen eine Länge, die ungefähr dem Durchmesser der Zelle entspricht, 8—10 μ oder mehr (nach OTT 1892). Bei *Macrostomom tuba* sind die Cilien 1—1 $\frac{1}{2}$ Mal so gross als der Durchmesser der Zelle. Das Zellplasma ist äusserst feinkörnig und bildet einen fast hyalinen äusseren Plasmasaum, während der zentrale Teil der Zelle oft grosse Mengen mehr oder weniger hervortretender Körper von wechselnder Grösse enthält. Diese sind teils schärfer begrenzte, häufig eckige Körner, teils runde Tröpfchen, die sich in Bezug auf die Lichtbrechung um wenig vom Zellplasma unterscheiden. Beide Arten von Zelleinschlüssen färben sich mit Sudan III stark gelbrot und sind somit fettartig. Da sie sich auch mit Neutralrot stark rot färben, können sie kaum aus Neutralfett bestehen, sondern sind wahrscheinlich aus fettsäurehaltigen Stoffen gebildet. Im Zentrum dieser Ansammlung von Körnern und Tröpfchen findet man äusserst regelmässig bei gut gefütterten Tieren einen einzigen sehr grossen (bis 8 μ im Durchschnitt) farblosen Öltropfen, der sich wohl mit Sudan III, aber nicht, oder doch nur sehr schwach, mit Neutralrot färbt. Wenn man ein Tier unter dem Mikroskop betrachtet, so erscheinen die Öltropfen in so regelmässiger Weise verteilt, dass man fast die Zahl der Flimmerzellen nach der Anzahl der Öltropfen berechnen könnte. Auch v. GRAFF (1875) und OTT haben dieser regelmässigen vorkommenden Öltropfen beobachtet.

Die typischen Flimmerzellen enthalten, soviel ich feststellen konnte, nur kleine Vakuolen, die infolge des übrigen Zelleninhaltes schwer zu sehen sind. Die Vakuolen

färben sich mit Neutralrot. Sie enthalten gewöhnlich ein oder mehrere in lebhafter Bewegung befindliche Körner; diese nehmen Neutralrot sehr gierig auf.

Neben den typischen Flimmerzellen kommen in wechselnder Zahl oft Zellen vor, die von den ersteren oft so stark abweichen, dass ich anfänglich geneigt war dieselben für einen besonderen Typus zu halten. Das Charakteristischste für diese

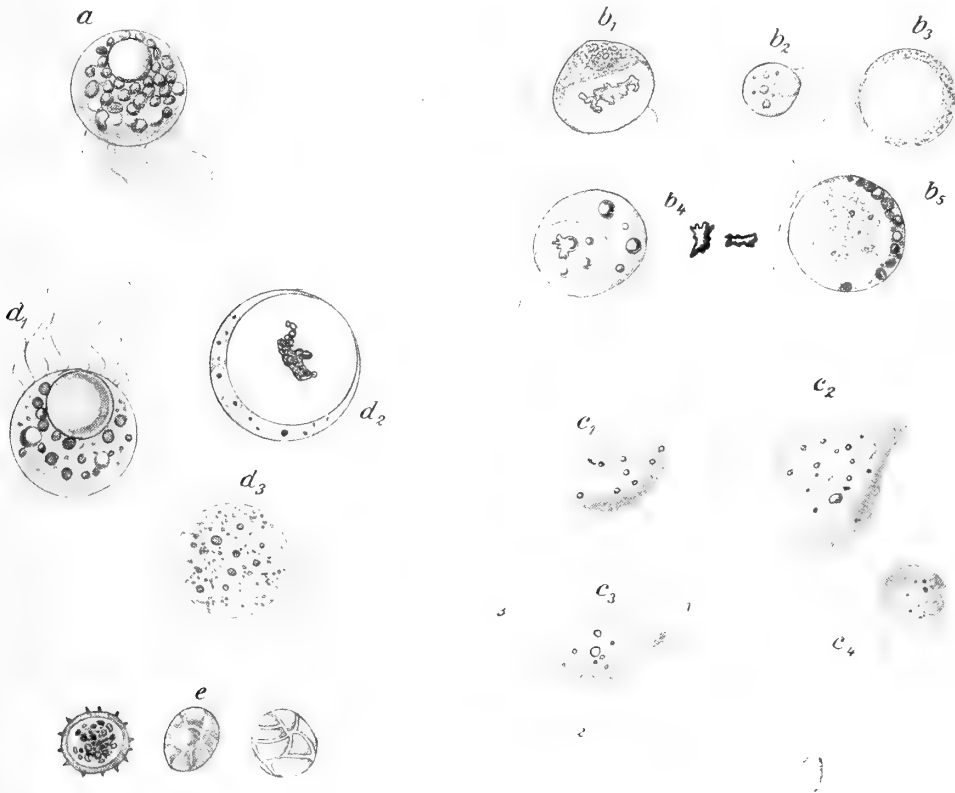


Fig. 6.

a—c *Stenostomum leucops*; a Gewöhnliche flimmernde Darmzelle; b_1 — b_5 Flimmerzellen mit grossen Vakuolen (»Vakuolenzellen«); c_1 — c_4 Amöboide Darmzellen. — d_1 — d_3 *Macrostomum* sp.; Darmzellen. — e *Microstomum lineare*; Parasiten (Sporozoencysten?) aus den Darmzellen und dem Mesenchym.

Zellen ist es, dass sie eine einzige grosse Vakuole enthalten. Im Übrigen wechseln sie jedoch bedeutend sowohl in Bezug auf Grösse (gewöhnlich ca. 15 μ) wie Inhalt, was aus Textfig. 6 b_1 — b_5 hervorgeht. Auch der Cilienbesatz variiert stark; sie ist nie so reichlich wie bei den eigentlichen Flimmerzellen und fehlt mitunter ganz. Das Zellplasma bildet einen mehr oder weniger dünnen peripheren Saum, der entweder äusserst kleine oder auch grössere Körner enthält, die durch ihr Verhalten dem Sudan III gegenüber ihre fettartige Natur zu erkennen geben. Die Vakuolen enthalten eine stark lichtbrechende Flüssigkeit, die sich mit Neutralrot mehr oder weniger stark violett färbt und in der sehr häufig ein grosses unregelmässiges Kon-

krement liegt. Mitunter ist der Inhalt der Vakuolen nicht so stark lichtbrechend, fast klar wie Wasser und statt eines einzigen Konkrementes findet man in den Vakuolen zahlreiche kleine bewegliche Körner, die eine Art Detritus bilden. Im letzteren Falle erreichen die Vakuolen oft eine enorme Grösse. Wenn man eine solche Zelle im Wasser untersucht, so sieht man kurz vor dem Collapsus der Zelle, wie sich der Vakuoleninhalt an der einen Vakuolenseite halbmond- oder stundenglasförmig zusammenzieht (b_3) — was scheinbar auf Endosmos von Wasser aus dem umgebenden Medium beruht. Darauf platzt sie und ein grosses Konkrement bleibt zurück, auch dann, wenn sie es anfangs nicht enthalten hatte. Die Vakuolen müssen somit die Lösung eines Stoffes enthalten, der sich nicht mit Wasser vermischt. Bei Neutralrotbehandlung färben sich sowohl die Vakuolflüssigkeit als auch das Konkrement äusserst intensiv. Fig. b_4 zeigt, wie die Konkreme entstehen. In einer grossen Vakuole liegen vier Öltröpfchen, der grösste befindet sich offenbar in Spaltung; von der einen Seite geht ein kristallähnlicher Anhang aus. Daneben sind einige fertige kleine Kristallbildungen abgebildet; diese können offenbar wie in Fig. b_1 zu einem grösseren Konkrement verschmelzen. *Das Konkrement entsteht also durch Abbau von Fettröpfchen in den Vakuolen* und die hierbei entstehenden Lösungsprodukte geben der Vakuolenflüssigkeit ihre starke Lichtbrechungsfähigkeit, ihre vitale Färbbarkeit¹ und die Eigenschaft, sich nicht mit Wasser zu vermengen.

Die Flimmerzellen von *Microstomum*, *Alaurina* und *Macrostomum* sind in derselben Weise wie bei *Stenostomum*, mit Körnchen, Fetttropfen oder Vakuolen gefüllt. Bei den beiden ersten Gattungen kommt in den meisten Flimmerzellen ein grosser Fetttropfen vor. Bei *Macrostomum* sind jedoch die Fetttropfen verhältnismässig klein. Die Körnchen und Vakuolen färben sich mit Neutralrot mehr oder weniger intensiv. Ich habe bei den Flimmerzellen von *Macrostomum* drei Füllungszustände beobachtet: 1. Zellen mit einem grossen oder mehreren kleinen Fettröpfchen, kleinen Vakuolen und einer geringeren Anzahl lichtbrechenden Körnchen. 2. Zellen mit einer grossen Vakuole aber ohne Öltröpfchen und nur mit wenigen Plasmakörnchen sowie mit dünnerem Flimmerbesatze. 3. Zellen mit einer Masse von lichtbrechenden Körnchen und kleineren Vakuolen aber ohne Öltröpfchen. (Vergl. Textfig. 6 d_1 — d_3). Es ist nicht schwer die entsprechenden Formen bei den Flimmerzellen von *Stenostomum* zu finden.

Bei *Microstomum lineare* habe ich in den Darmzellen sowie in dem Körperparenchym um den Darm herum eingeschlossene runde Körper gefunden, im letzteren Falle oft massenweise (Textfig. 6 e). Die betreffenden Körper messen gegen 10 μ im Durchmesser und sind von einer recht dicken Membran umgeben, die nach aussen ein netzartiges Leistensystem trägt; wenn man das Mikroskop auf die Äquatorialfläche der Körper einstellt, so treten diese Leisten als sternförmig geordnete Zacken auf der Membran hervor. Diese Körper erinnern sowohl hinsichtlich

¹ Die oft sehr ausgeprägte violette Verfärbung der grossen Vakuolen mit Neutralrot (siehe oben!) zeigt, dass die letzteren eine Säure (Fettsäure) enthalten müssen.

der Grösse wie des Aussehens so stark an die bei den Eumesostominen häufigen »Kristalloiden«, dass ich nicht zögere sie mit den letzteren zu identifizieren. Die »Kristalloiden« sind nach den Untersuchungen LUTHER's (1904) parasitische Protozoen, deren systematische Stellung jedoch unbekannt ist.

ORT hat an den Cilien der Flimmerzellen von *Stenostomum leucops* gewisse Beobachtungen gemacht, die sie in eine Art Mittelklasse zwischen Cilien und Pseudopodien stellen sollten. Er glaubte konstatieren zu können, dass sie in ihrem basalen Teile breiter sind und nach dem freien Ende hin schmaler werden. Weiter will er beobachtet haben, dass die Cilienbewegungen nach einer Weile aufhören, wenn die Zellen im Wasser ausgepresst werden, die Cilien werden in die Zellen eingezogen und durch breite Fortsätze, Pseudopodien, ersetzt, wonach amöboide Bewegungen einsetzen. Meine Beobachtungen haben ORT's Ansichten nicht bestätigt. Ich habe die Cilien an lebenden Zellen bei starker Vergrösserung (Apochr. 2 mm., Comp. Ok. 8) untersucht und hierbei nicht feststellen können, dass sie in dem basalen Teile breiter wären, im Gegenteil, sie stimmen in ihrem Aussehen vollkommen mit gewöhnlichen Cilien überein. ORT ist scheinbar zu seinem Resultat durch Schnittuntersuchungen gekommen — eine wenig geeignete Untersuchungsmethode, da ja die Cilien im Schnittpräparat, wie bekannt, oft aneinander kleben, was ORT übrigens selbst zugibt. Auch ORT's Figuren zeigen deutlich, dass die Cilien hier und da zusammengeklebt sind, da ihre Breite recht bedeutend variiert (Pl. 15, Fig. 9 und Pl. 16, Fig. 11—12), und sie machen deutlich den Eindruck, dass sie aus mehreren bestehen.

Ebenso muss ich die Behauptung ORT's bestreiten, dass die Cilien der freien Zelle, nachdem sie sich eine kurze Zeit bewegt haben, eingezogen und durch Pseudopodien ersetzt werden. Wenn man eine frei im Wasser liegende Flimmerzelle beobachtet, so wird man Folgendes finden. Anfangs schlagen die Cilien so schnell, dass man die einzelnen Cilien nicht unterscheiden kann. Man sieht eine Bewegungswelle, die von der einen Seite schnell zur anderen läuft. Der effektive Schlag ist also nach ein und derselben Seite gerichtet. Infolgedessen kann die Zelle oft mehr oder weniger um ihre eigene Achse rotieren. Doch bald (nach 1—1 1/2 Min.) lässt die Bewegungsgeschwindigkeit nach, so dass man die einzelnen Cilien unterscheiden kann. Das Zeitintervall zwischen zwei aufeinander folgenden Flimmerwellen wird immer länger und der Effekt jeder Welle immer schwächer, da die Cilien nicht mehr ganz regelmässig schlagen. Darauf hört die Bewegung gewisser Cilien völlig auf, aber die Cilien werden nicht eingezogen. Andere Cilien schlagen weiter, jedoch unregelmässig und mit langen Pausen zwischen den einzelnen Schlägen. Schliesslich hört die Cilienbewegung vollständig auf und die Cilien liegen still, entweder sternförmig ausstrahlend oder zu einer grösseren oder kleineren Zottel verflochten; mitunter legen sie sich wie ein Schweif dicht an die Zelle. Kurz vor dem Collapsus der Zelle kann man oft schnelle, bisweilen wellenförmig fortschreitende Pulsationen in der Zelle sehen. Sie treten als hyaline Ausbuchtungen des Ektosplasmas hervor und verschwinden ebenso schnell, wie sie entstanden sind. Wahrscheinlich hat ORT die

kurzen, unregelmässigen und kleinen Pulsationen für Pseudopodienbildungen gehalten; davon, dass derartige Pseudopodiebildungen wirklich stattfinden sollten, kann indessen nicht die Rede sein. Dass diese Bewegungen nur kurz vor dem Collapsus der Zelle auftreten, spricht auch dafür, dass es pathologische Erscheinungen sind. Ähnliche Erscheinungen sind ja übrigens sehr gewöhnlich, wenn Zellen in hypotonischer Lösung absterben. Dieses Pulsationsstadium dauert bloss eine ganz kurze Zeit (höchstens $\frac{1}{2}$ Minute), wobei die Pulsationen immer schwächer werden. Schliesslich kollabiert die Zelle und der Inhalt fliesst heraus. Ich habe um solche kollabierte Zellen herum lose Cilien gefunden, die vielleicht bereits vor dem Collapsus abgeworfen waren; es wird allmählich immer schwerer sie zu unterscheiden und schliesslich verschwinden sie ganz.

Ich bin somit zu dem Resultat gekommen, dass man auf diese Weise, wenn die Zellen unter rein anormale Verhältnisse gestellt werden, eine Einziehung der Cilien oder ein Aussenden von Pseudopodien bei den flimmernden Darmzellen von Stenostomum nicht nachweisen kann. Fehlen nun auch den Cilien der intakten Darmzellen vollständig jene Eigenschaften, die Ott den freien Zellen beigelegt hatte? Zur Beantwortung dieser durchaus berechtigten Frage reichen die einfachen Beobachtungsmethoden der freien Zellen offensichtlich nicht aus — auch dann nicht, wenn man ein mit der Zellflüssigkeit völlig isotonisches Medium herstellen könnte. Man könnte sich denken, dass es durch vergleichende Untersuchungen von Darmzellen in verschiedenem Ernährungszustande möglich wäre, eine Antwort auf diese Frage zu erhalten.

Miss GREENWOOD (1892) glaubte festgestellt zu haben, dass die flimmernden Darmzellen bei *Lumbricus*, besonders bei Typhlosolis, die Fähigkeit haben, ihre Cilien einzuziehen und sie durch einen hyalinen Cutikularsaum zu ersetzen, wobei die Veränderungen vom Ernährungszustande abhängig sein sollen; bei Hunger sollen die Cilien ausgestreckt sein, bei der Nahrungsaufnahme werden sie eingezogen, während die Zellen sich gleichzeitig mit Fettröpfchen füllen. Die typischen flimmern-den Darmzellen bei *Stenostomum* zeigen bei verschiedenem Ernährungszustand keine Veränderung im Cilienbesatze. Dagegen fehlt den Vakuolenzellen oft die Cilienbekleidung oder sie ist mehr oder weniger reduziert.

Ich habe bei *Stenostomum*, einige Male auch bei *Macrostomum*, einige interessante und eigentümliche Darmzellen beobachtet, die zwar mit den Darmzellen der übrigen Rhabdocölen physiologisch nicht ganz gleichwertig sind, welche ich aber jedoch auf Grund ihrer meist charakteristischen Kennzeichen *Amöboidzellen* benennen will. Bei leichtem Zerdrücken der Tiere kann man nämlich unter den ausfliessenden Darmzellen solche mit einer oft sehr lebhaften amöboiden Bewegungsfähigkeit, aber ohne Cilien oder Vakuolen beobachten (vergl. Textfig. 6 c_1 — c_4). Sie sind gewöhnlich bedeutend kleiner als die Flimmerzellen; infolge des schnellen Einziehens und Aussendens der Pseudopodien lässt sich ihre Grösse nicht genau bestimmen. Ich habe mitunter Amöboidenzellen fast von der Grösse einer Flimmerzelle gesehen. Die Form ist, wie gesagt, sehr verschieden. Oft findet man eine Art bipolarer Amöboidenzellen.

Die beiden Plasmafortsätze können verkürzt und dabei breiter werden oder sie können als lange, nadelähnliche Fortsätze (Philipodien) ausgestreckt werden, wobei diese sich biegen und fingerförmig strecken können. Mitunter findet man Zellen, die ich unipolare Amöboidenzellen nennen möchte oder man stösst auf Zellen mit mehr variierendem Umkreis. Die Fortsätze sind hier gewöhnlich weniger beständig: an der einen Stelle wird ein Pseudopodium eingezogen und an der anderen ein neues ausgesandt. Diese Bewegungen vollziehen sich sehr schnell und pulsationsartig. In dem hyalinen Plasma können mitunter ein oder mehrere Fettröpfchen zusammen mit einer kleineren Anzahl färbbarer Fettkörner von derselben Art liegen, wie sie in den Flimmerzellen vorhanden sind. Solche Einschlüsse im Plasma sind aber nur spärlich vorhanden.

Amöboidzellen des einen oder anderen Typus trifft man, wie gesagt, oft, jedoch durchaus nicht regelmässig an. Bisweilen findet man überhaupt keine; öfters geschieht es, dass man sie vereinzelt antrifft, nie jedoch wird man eine grössere Anzahl in ein und demselben Tier finden. Sie scheinen sehr vergängliche und empfindliche Elemente zu sein und zerfliessen bereits im Laufe einer halben Minute nach der Loslösung aus dem Zellverbände.

Die Amöboidzellen bei *Stenostomum* scheinen früher nicht bekannt gewesen zu sein. Vielleicht hat GRABER (1879) sie gesehen, denn er schreibt (S. 278): »An lebenden Objekten sowie an Schnitten haben wir uns überzeugt, dass die zuerst von unserem Freunde GRAFF bei *Vortex Lemani* ausführlich geschilderten amöboiden Fortsatzbildungen der sog. Leberzellen auch bei vielen anderen Turbellarien (z. B. bei *Stenostomum*, *Derostomum* u. s. w.) vorkommen, und dass die von METSCHNIKOFF und GRAFF als Zellen betrachteten, z. T. mit Geisseln versehenen kernlosen (? Ref.) Gebilde wie sie nach Zerquetschung des Tieres im Wasser herumkreisen nur die abgeschnürten *z. Th. deutlich amöboiden* (kurs. vom Ref.) Endstücke der eigentlichen meist schlauchartigen Darmzellen sind. Dieselben schliessen, auch bei *Stenostomum leucops*, unverdaute und halbverdaute Fremdkörper ein«. Das Citat enthält aber eine Behauptung gegen welche ich auf das Bestimmteste opponieren muss. Wenn ich GRABER recht verstehe, so will er sagen, dass die Gebilde, die man beim Zerdrücken eines *Stenostomum* im Wasser findet, nicht wirkliche Zellen sind, sondern bloss abgeschnürte Endstücke der eigentlichen Darmzellen darstellen. Gegen seine Auslegung stelle ich nachstehende Tatsachen:

1. Die Grösse der ausgedrückten Zellen bewegt sich in einer Variationsbreite, die vollkommen der Variationsbreite entspricht, die man an intakten Darmzellen beobachten kann¹.

2. Bereits an lebenden, ausgedrückten Zellen kann man mitunter einen deut-

¹ Bei Messungen von den Darmzellen an *Schnittpräparaten* habe ich eine Variation in der Grösse der Darmzellen von Br. 7,8 μ \times L. 15,6 μ bis zu Br. 12,48 μ \times L. 24,9 μ beobachtet. Die hieraus berechneten Werte der Volumina ergeben die Variationsbreite 745–3050 μ^3 . Vom Diameter der extrem kleinen bzw. grossen *lebenden* Darmzellen (S. 67) erhält man die Variationsbreite 804–3054 μ^3 . Also eine ausserordentlich gute Übereinstimmung!

lichen Kern erkennen, der bei der toten Zelle noch besser hervortritt oder durch Kernfärbemittel (Methylgrün oder ähnl.) nachgewiesen werden kann.

Was nun *Stenostomum* speziell anbetrifft, so sollte sich offenbar, wenn man den Gedankengang GRABER's weiter entwickeln wollte, durch Abschnürung intakter, flimmernder Darmzellen teils ein flimmertragendes Bruchstück, das dem distalen Teil der Zelle entspricht, teils ein Plasmaklumpchen, der basalen Partie der Darmzellen entsprechend bilden. Der erstere Teil wäre somit, wie GRABER angibt, kernlos, der andere mit einem Kern versehen. Nur das letztere Teilstück könnte einer amöboiden Zelle entsprechen (bemerke dass diese die Cilien und die Menge von Assimilationsstoffen, Fettkörnern u. s. w. entbehren, welche den distalen Teil der Flimmerzellen charakterisieren). Aber wie soll man nun den Umstand erklären, dass der postulierte kernlose Teil (= meine »Flimmerzelle«) eine bedeutend grössere Widerstandsfähigkeit zeigt, als der Rest der Zelle (= meine »Amöboidzelle«)?

Alle Tatsachen und Erwägungen zeigen also mit Bestimmtheit, dass die amöboiden Zellen wirkliche Zellen und nicht Teilstücke von solchen sind.

Man kann sich fragen, welche physiologische Bedeutung diese Amöboidzellen haben können. Dass sie keine direkte Bedeutung als Assimilationszellen haben können, geht aus ihrem geringen Gehalt von Nahrungsstoffen, Fetttropfen u. s. w. hervor. Ausserdem kommen sie, wie erwähnt, nicht häufig vor. Sie machen den Eindruck junger, neugebildeter Zellen (geringe Grösse, hyalines Plasma, lebhaftere Bewegungsfähigkeit). Der Umstand, dass man sie nicht in grösseren Mengen antrifft, könnte dahin ausgelegt werden, dass sie schnell in einen anderen Zellentypus übergehen. Es ist natürlich auch denkbar, dass ein grosser Teil der empfindlichen Amöboidzellen beim Ausdrücken der Darmzellen verloren geht. Es liegt auf der Hand an einen Übergang von Amöboidzellen in Flimmerzellen zu denken. Ich habe einige Beobachtungen gemacht, die darauf hindeuten.

Bei einer Gelegenheit beobachtete ich eine Amöboidzelle, die drei beständige Fortsätze hatte. Textfig. 6 c_3 zeigt diese Amöboidzelle und ihre Fortsätze sind mit Ziffern markiert: 1. war eine typische Pseudopodie, die sich langsam bewegte, ungefähr so wie man einen Finger biegt und wieder ausstreckt, 2. war bedeutend schmaler (an der Basis jedoch recht breit) und ebenso lang wie 1. Dieser Fortsatz zeigte somit in seiner Form eine gewisse Übereinstimmung mit gewöhnlichen Cilien. Er machte auch recht kräftige, wenn auch nicht besonders häufige Schläge in einer Richtung (gegen 3 zu). 3. war schliesslich dem Aussehen nach von einer gewöhnlichen Darmzellencilie nicht zu unterscheiden und schlug kräftig und häufig nach derselben Seite wie 2. — Bei einer anderen Gelegenheit beobachtete ich eine Amöboidzelle mit einer langen und recht breiten Pseudopodie, die an der Spitze in 2 schmale Fäden geteilt war (Textfig. 6 c_4). Die Pseudopodie mit ihren Fädenfortsätzen bewegte sich undulierend in von der Basis gegen die Spitze laufenden Wellen, anfangs sehr schnell, nachher langsamer. Die Bewegungen dauerten jedoch mindestens ebenso lange wie die der Flimmerzellen, bevor sie völlig aufhörten. Darauf wurde die Pseudopodie mit ihren Fädenfortsätzen in den Zellkörper eingezogen

und die Zelle bekam ein abgerundetes Aussehen. Anfänglich konnte man starke Plasmapul-sationen bemerken, nachher hörten auch diese auf und die Zelle lag eine längere Weile vollkommen still. Schliesslich platzte sie, der Inhalt entleerte sich und hierbei kam ein kleiner mit Kernkörper versehener Kern zum Vorschein.

Die erste dieser Beobachtungen scheint mir darauf hinzuweisen, dass *eine Pseudopodie direkt in eine Cilie mit einseitiger Schlagrichtung verwandelt werden kann*. Die andere Beobachtung kann wohl kaum anders ausgelegt werden, als dass sich *die Cilienbildung auch durch Längsteilung (von der Spitze) einer Pseudopodie vollziehen kann*. Auf diese Weise kann man sich somit vorstellen, dass die Cilien der Flimmerzellen aus Pseudopodien entstehen, und dass die Zellen, von denen die Pseudopodien ausgehen, selbst in Flimmerzellen übergehen können. Diese Beobachtungen bestätigen auch auf verblüffende Weise eine Vermutung BÖHMIG's (1890): »Es ist bekannt, dass die Darmzellen von *Microstoma*, *Stenostoma* und *Macrostoma* Cilien tragen. Nicht unwahrscheinlich ist es mir, dass diese Cilien, ich möchte sagen, starr gewordene Plasmafortsätze sind, wie wir sie bei den Allöocölen wahrnehmen». Eine andere Frage ist es, ob *alle* Cilien auf diese Weise entstehen. Die grosse Zahl derselben an einer Flimmerzelle scheint darauf hinzudeuten, dass sich auch eine sekundäre Neubildung von Cilien vollzieht. Wie diese vor sich geht, ist jedoch schwierig zu sagen. — Die relatierten Beobachtungen erinnern an OTT's Ansicht über den Pseudopodien-Charakter der Cilien. Man darf jedoch nicht vergessen, dass nur die Amöboidzellen derartige Übergangserscheinungen von Pseudopodie zur wirklichen Cilie zeigen; bei den eigentlichen Flimmerzellen trifft man sie nie.

Ich halte die Amöboidzellen folglich für ursprünglichere Zellen als die Flimmerzellen; die letzteren entstehen, wenigstens teilweise, aus den ersteren. Die Amöboidzellen bilden sich wahrscheinlich bloss aus gleichartigen Zellen. Man könnte sich natürlich auch denken, dass die Amöboidzellen sich durch Teilung von Flimmerzellen bilden könnten, doch scheint mir die starke Belastung der Flimmerzellen mit Fetttropfchen und Körnern kaum für ein grösseres Teilungsvermögen derselben zu sprechen. Eine Amöboidzelle dagegen könnte sehr wohl den Ursprung für eine grössere Zahl Flimmerzellen und eine oder einige Amöboidzellen abgeben.

E. Die Verdauungsprozesse.

Ich habe in dem Vorhergehenden versucht, eine kurze, aber doch möglichst genaue Beschreibung von den Zellen zu geben, die in einer oder der anderen Weise an der Verdauung teilnehmen. Es scheint mir, dass man nur dadurch, dass man so vollständig wie möglich versucht diese Zellen kennen zu lernen, einen genügend sicheren Grund für die Auffassung von den Verdauungsprozessen erhalten kann. Tatsächlich dürfte schon aus dem Vorhergehenden hervorgehen, dass wir bei den Rhabdocölen zwei verschiedene Verdauungsarten zu erwarten haben: 1) intrazelluläre oder intraplasmatische Verdauung, 2) extrazelluläre oder extraplasmatische Verdauung.

Die erstgenannte Verdauungsweise könnten wir vor allem bei allen Formen voraussetzen, wo die Darmzellen mehr oder weniger zu Syncytien zusammenfliessen, unter ganzem oder teilweisem Verdrängen des Darmlumens. Diese Verdauungsweise, welche in ihren Hauptzügen unter denselben Formen wie bei den Tricladen verlaufen dürfte (vgl. *Dendrocoelum*), muss deshalb für die zu der Sect. *Lecitophora* gehörenden Rhabdocölen sowie für die Allöocölen kennzeichnend sein.

Dagegen kann angenommen werden, dass der vollständig abweichende Charakter des Darmepithels bei den meisten der zu der Sect. *Hysterophora* gehörenden Rhabdocölen (Ausnahme die Gattung *Prorhynchus*) im Zusammenhange mit einer mehr oder weniger ausgeprägten extrazellulären Verdauungswirksamkeit bei diesen Formen steht.

Hiermit ist ja nicht ausgeschlossen, dass die intraplasmatische Verdauung bei der vorigen Gruppe mit einem, wenn auch geringem Grad von extraplasmatischer Verdauungswirksamkeit vereint werden kann, wie die extrazelluläre Verdauung der letzteren Gruppe das Vorkommen auch einer intrazellulären Verdauung nicht ausschliesst.

Wir werden in dem Folgenden die Prozesse während der Verdauungswirksamkeit selbst näher studieren und dabei finden, dass der oben erwähnte Einteilungsgrund der Assimilationsweise bei den Rhabdocölen sich wirklich anwenden lässt.

1. Die intraplasmatische Verdauung.

a. Die Veränderungen der Darmzellen während der Nahrungsaufnahme.

Diese sind von derselben Art wie bei den Tricladen. Die Darmzellen nehmen also auch hier Wasser auf, schwellen an und füllen schliesslich das Darmlumen ganz oder zum grösseren Teil aus. Gleichzeitig senden sie Pseudopodien aus, welche einen Teil der Nahrungskörper umschliessen oder unter einander zu Syncytien verschmelzen.

Als Beispiel der Anschwellungsfähigkeit der Darmzellen kann genannt werden, dass die Darmzellen bei einem *Prorhynchus*, bei welchem sie durchschnittlich 25 μ im Diam. messen, einen Tag nach Fütterung mit Mehlwurmfett einen Diam. von im Durchschnitt 35 μ , in einigen Fällen bis zu 45 μ hatten. Folgenden Tag hatten die Darmzellen in dem übrigen, vorderen Teile desselben untersuchten Exemplars wieder die normale Grösse (18,7—31,2 μ). Ziffern von der Anschwellung der Darmzellen während der ersten Stunden nach der Nahrungsaufnahme — welche ja für die Beurteilung von Interesse gewesen wären wie grosser Teil der Anschwellung der Wasseraufnahme zuzuschreiben ist und ein wie grosser Teil der Aufnahme von Nahrungskörpern — kann ich leider nicht mitteilen. Bei gewissen Formen kann es, wie schon gezeigt worden ist (S. 67), auf Grund der Geneigtheit der Darmzellen Syncytien zu bilden, schwer sein auch bei Hunger-Exemplaren ganze Darmzellen durch die Quetschmethode zu erhalten.

Wie bei den Tricladen scheint die rein phagocytäre Wirksamkeit bei den Darmzellen im Vergleich mit Syncytisierung des Darmepithels eine ziemlich untergeordnete Rolle zu spielen. Wenn man die Darmzellen bei z. B. einer *Phaenocora* untersucht, welche mit Wurmstücken, mit Karmin prepariert, gefüttert worden ist, findet man, dass sie (nach ca. 12 Stunden) oft ein Aussehen haben wie es Textfig. 7 a_1 zeigt. Unter den nicht definierbaren Nahrungspartikeln, die in den Zellen liegen, sieht man auch Bläschen (Vakuolen) mit grossen Karminkörnchen. Ausserdem findet man lose

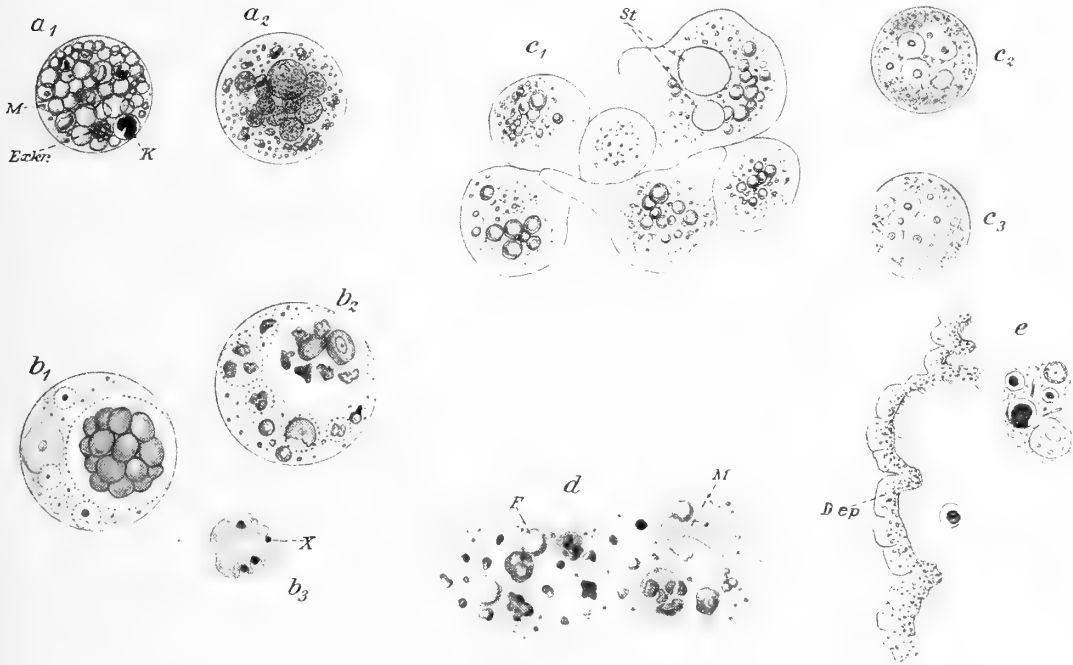


Fig. 7.

a_1 — a_2 *Phaenocora unipunctata*; Amöboide Darmzellen mit Exkretpartikeln (Exkr.), Muskelfasern (M) und Karmin (K). — b_1 — b_3 *Castrada hofmanni*; Darmzellen. In b_1 eben einverleibten, in b_2 ziemlich stark verdauten Algenzellen. In b_3 ein Chloroplast in einer Vakuole eingeschlossen; X. rotgefärbtes Körnchen. — c_1 — c_3 *Prorhynchus stagnalis*; c_1 Darmzellen ein Tag nach Fütterung mit Mehlwurmfett und Stärke (St.); c_2 — c_3 Aus demselben Tier, drei Tage nach der Fütterung. — d *Gytrix hermaphroditus*; Teil des Darmsyncytiums nach Färbung mit Neutralrot (F' Fetttropfen, M Muskelfaser). — e . *Macrostomum* sp.; Darmepithel (D. ep.) und Lumen mit Nahrungskörpern.

Muskelfäden, Borsten u. a. Teile der Fütterungstiere. Oft sind diese inkorporierten Körper ebenso lang wie der Durchmesser der freien Zellen, mitunter sogar länger, so dass die Zelle sich ausstrecken muss, um sie zu umfassen.

Wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, nehmen die Darmzellen auch unverdauliche Partikel auf (Karmin, Stärkekörner u. s. w.). Man kann hiervon Gebrauch machen, um ein Mass von der Inkorporierungsfähigkeit zu bekommen. Textfig. 7 c_1 veranschaulicht eine Sammlung ausgepresster Darmzellen von *Prorhynchus stagnalis*, einen Tag nach der Fütterung mit Stärke und Mehlwürmerfett. Man sieht eine Zelle, die neben einer Menge von Fettröpfchen auch zwei Stärke-

körner (St.) enthält. Das Verhältnis zwischen dem Durchmesser eines inkorporierten Stärkekörnchens und dem Zelldurchmesser erwies sich bei einigen Messungen als 100 : 234, 100 : 300, 100 : 180. Die gleiche starke Inkorporierungsfähigkeit haben, wie früher schon hervorgehoben wurde (S. 68), auch die Darmzellen bei anderen Arten (vergl. Textfig. 5 *c*₃). Wie es scheint nimmt die Inkorporierungsfähigkeit bei den Darmzellen der Rhabdocölen beinahe ebenso imponierende Proportionen wie bei den Tricladen ein und man muss ebenso wie bei den letzteren voraussetzen, dass diese Fähigkeit feste Körper aufzunehmen nicht gewonnen werden kann, wenn die Darmzellen sich nicht unter einander mehr oder weniger vereinen und dadurch die nahrungsaufnehmende Fläche vergrössern (vergl. auch T. I, F. 8, X).

b. Die Veränderung der Nahrungskörper im Plasma.

Wie bei den Tricladen bilden sich in den meisten Fällen deutliche Vakuolen um die aufgenommenen Nahrungskörpern herum. Längere Nahrungsfragmente, Muskelfasern u. s. w. findet man jedoch direkt von dem Plasma umschlossen, wenigstens während des ersten Tages nach der Nahrungsaufnahme. Sie liegen hierbei oft zusammengerollt oder gefaltet. Wahrscheinlich werden die langen Muskelfäden durch Kontraktionen oder Strömungen in dem Zellplasma zusammengebogen.

Wie bei den Tricladen scheint sich die Vakuolenbildung auch hier hauptsächlich durch die Wasserabsorption einer Sekretschicht zu vollziehen, die man ringsum die Nahrungskörper findet, welche dadurch auch zu grösseren Klumpen zusammengeballt werden. Bei *Prorhynchus* wird das Sekret der grossen cyanophilen Drüsen, wie ich schon früher erwähnte (S. 66), in das Darmlumen ausgestossen, wo die grösseren Sekretballen in kleinere zerfallen. Es ergibt sich, dass diese letzteren mit festhaftenden Nahrungspartikeln nachher von den amöboiden Darmzellen aufgenommen werden (vergl. T. I). In den blau gefärbten Sekretballen beobachtet man an Schnitten oft auch Karminkörner u. a. unverdauliche Partikelchen eingebettet. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass die erwähnten, für *Prorhynchus* so besonders charakteristischen cyanophilen Drüsen eine die Körnerkolben vertretende Rolle spielen könnten. Wie früher (S. 66) gesagt wurde, sind die letzteren auf den Darmmund konzentriert, fehlen aber wie es scheint im übrigen Darmepithel völlig. Da der Darm bei *Prorhynchus* von einer bedeutenden Länge ist (das Tier erreicht eine L. v. c:a 6 mm bei einer Br. v. < 1 mm), so würde das Körnerkolbensekret, wenn dieses die Aufgabe hat, die ich ihm zuschreibe (vergl. S. 48), für die Nahrungsaufnahme kaum ausreichen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die cyanophilen Darmdrüsen nur um den *hinteren* Teil des Darmes entwickelt sind.

Wenn man die Tiere während des Verdauungaktes mit einer sehr schwachen Neutralrotlösung vital färbt, so findet man, dass sich die Nahrungsvakuolen mit ihrem Inhalt stark rot färben. Auch die rein intraplasmatisch gelegenen Muskelfasern färben sich, wenn auch nicht so intensiv. Während und nach der Verdauung beobachtet man, wie sich die Vakuolen mit eckigen Körperchen oder

äusserst kleinen Körnchen füllen, die sich nachher oft in lebhafter BROWN'scher Bewegung befinden. Die Vakuolen vergrössern sich hierbei oft ganz enorm; ich habe Vakuolen bis zu 20 μ (*Phanocora unipunctata*) im Durchmesser gemessen. Dass die Grösse der Vakuolen oft in deutlicher Abhängigkeit zur Grösse der aufgenommenen Nahrungskörpern steht, habe ich schon gezeigt (S. 69). Es ist offensichtlich, dass die vakuolären Einschlüsse sich als unbrauchbare Überreste nach der Verdauung bilden. Sie sind mit den gelbbraunen Ballen identisch, die man bei ungefärbten Tieren findet, (Textfig. 7 a_2). In diesen Ballen kann man auch Karminkörnchen u. a. unverdauliche Stoffe der Nahrung finden. Diese Defäkationsprodukte werden später abgestossen und finden sich bei hungernden Exemplaren nicht vor.

Die Vakuolenflüssigkeit scheint, wie bei den Tricladen, ungefähr neutral zu reagieren. Ich habe, mit Hilfe von Lackmus, Kongorot, Neutralrot oder Alizarin, keine Reaktionsveränderungen derselben beobachten können. Die grössere oder kleinere Geneigtheit der Nahrungsvakuolen, Neutralrot aufzunehmen, hängt sicherlich mit der Spaltung der eingeschlossenen Nahrungskörper zusammen und der Fähigkeit der gebildeten Spaltungsprodukte, Farbstoffe zu speichern. Die grossen Vakuolen, welche nur die unverdaulichen Reste der Nahrung einschliessen, werden selten gefärbt.

Die Spaltung der aufgenommenen Nahrungskörper geschieht immer bedeutend schneller als bei den Tricladen. Schon drei Tage nach einer reichlichen Fütterung mit Mehlwurmfett waren die Fetttropfen in den meisten Darmzellen bei *Prorhynchus stagnalis* vollständig verschwunden, und statt dessen fanden sich eine Menge Vakuolen, jede mit einem zentralen runden Konkrement vor. Ausserdem fanden sich im Zellplasma zahlreiche feine Körnchen und kleine schwach lichtbrechende Bläschen, die sich bei Zusatz einer schwachen Neutralrotlösung sehr stark färbten.

Ähnliche Verhältnisse kann man auch bei anderen Arten beobachten. Wenn man *Gyatrix* in reinem Wasser ohne Nahrung hält, wird man schon nach einem oder mehreren Tagen finden, dass die sonst reichlich vorkommenden gelbroten Tropfen im Darm so gut wie vollständig verschwunden und von einer Menge Vakuolen, jede mit ihrem Konkrement, ersetzt sind. Auch Muskelfasern in den Darmvakuolen verschwinden ungefähr gleichzeitig mit den Fetttropfen.

In den Vakuolen der Darmzellen bei den *Castrada*-Arten habe ich oft grössere oder kleinere Ansammlungen von Algenzellen in allen möglichen Verdauungsstadien gefunden, von solchen, die noch mit einem deutlich grünen, halbmondförmigen Chloroplast versehen waren, bis zu formlosen, braugelben Körnermassen (Textfig. 7 b_1 — b_2). Bisweilen waren die Darmzellen von den braugelben Körnerresten der Algenverdauung völlig erfüllt. Nicht selten wurden ganze und stark angegriffene Algen zusammen in ein und derselben Vakuole beobachtet; gewöhnlich lagen jedoch die weniger angegriffenen Algen in getrennten, kleineren Vakuolen, während die stärker verdauten Algenkörper vielfach zusammen in Vakuolen vorkamen, welche oft sehr gross waren. Es deutet dies auf eine Verschmelzung der Nahrungsvakuolen

zu immer grösseren Vakuolen hin. Die Algenchromatophoren zeigen hierbei neben dem Farbenwechsel auch charakteristische Zeichen des Zerfressenwerdens. Diese treten als Aushöhlungen im Umkreise der Chloroplasten auf. In den Höhlungen liegen oft kleine, braunrote Körnerreste. Indem die Aushöhlungen immer weiter in die Chloroplastmasse hineindringen, zerfällt diese nach und nach in eine grössere oder kleinere Anzahl Körner; durch Verschmelzung von mehreren solchen körnerhaltigen Vakuolen sind die erwähnten Körnermassen entstanden.

c. Worauf beruht die intraplasmatische Verdauung?

Es ist deutlich, dass die verdauende Kraft des Darmsyncytiums (bezw. der Darmzellen) bei den Rhabdocölen grösser ist als bei den Tricladen. Man kann sich fragen, worauf das beruht. Zwei Möglichkeiten sind denkbar: 1) die verdauenden (amöboiden) Darmzellen erzeugen *selbst* die Verdauungsflüssigkeiten (Enzyme), welche die Spaltung der Nahrungskörper verursachen. Da es nicht bewiesen werden kann, dass sie Sekret nach aussen (in das Lumen) absondern, muss in dem Falle angenommen werden, dass das Sekret seine Wirksamkeit nur auf die in dem Plasma aufgenommenen Nahrungskörper ausübt. 2) Die Verdauungsfermente stammen von den Drüsen, die im Zusammenhang mit dem Verdauungsapparat stehen.

Es ist natürlich äusserst schwer oder, richtiger gesagt, unmöglich eine sichere Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu treffen. Wenn ich also die Berechtigung des erstgenannten Gesichtspunktes nicht leugnen will, so glaube ich doch, dass ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den Tricladen mehr für die Richtigkeit des letzteren Erklärungsgrundes spricht. Ich habe nicht finden können, dass die Darmzellen bei den hier behandelten Rhabdocölen sich während der Verdauung in irgendeiner im Vergleich mit den Tricladen abweichenden Weise verhalten. Mikroskopisch kann man keine geformten Profermente in den Assimilationszellen aufweisen, wenigstens nicht von dem gleichen Charakter, wie die, welche bei *Paramaccium* vorkommen.

Dagegen haben wir bei den Rhabdocölen Drüsenzellen und Drüsensekrete gefunden, welche in funktioneller Hinsicht bei den Tricladen kein Gegenstück haben dürfte. Während die *Pharynxdrüsen* bei den letzteren nur ein Sekret abzusondern scheinen, dessen Aufgabe es ist den Pharynx an das Beutetier befestigt zu halten (siehe S. 19), so muss es sich bei den Rhabdocölen statt dessen so verhalten, dass das Sekret der Pharynxdrüsen mit der Nahrung selbst intim vermischt wird. Der tonnen- oder rosettenförmige Pharynx bei den meisten Rhabdocölen ist dadurch, dass nicht der Pharynx selbst (wie bei den Tricladen), sondern die äussere Mundöffnung gegen den Körper des Beutetieres angesetzt wird, während der Nahrungsaufnahme frei beweglich. Alle die komplizierten Bewegungen des Pharynx gehen darauf aus teils die Nahrungsmasse in die Pharyngealtasche (den trichterförmigen Raum zwischen dem Aussenmund und dem Pharynx) einzusaugen, teils die Nahrungsmasse aus der Pharyngealtasche weiter zum Darm zu transportieren. Durch die kräftigen intrapharyngealen Muskelkontraktionen muss das Sekret der Pharyngeal-

drüsen ausgepresst und mit der Nahrungsmasse gemischt werden. Hierzu kommt noch weiter das Sekret, welches von denjenigen Drüsen abgesondert wird, welche bei vielen Formen an dem Übergang zwischen Pharynx und Darm einmünden (die »Oesophagealdrüsen«) und das wahrscheinlich gemischte Sekret, welches von den im Darm ausmündenden Drüsen bei *Prorhynchus* produziert wird.

Wenn wir weiter die Beschaffenheit des Sekrets bei den Tricladen und den Rhabdocölen vergleichen, so ist der am meisten auffallende Unterschied der, dass, während das Pharyngealdrüsensekret bei den vorigen von Neutralrot nicht gefärbt wird, es dagegen bei den Rhabdocölen mehr oder weniger reichlich stark färbbare Sekretkörner enthält. Ja, bei zahlreichen Arten haben wir gefunden, dass gewisse Drüsenzellen (Lateraldrüsen, Kreuzdrüsen) speziell auf Absonderung eines solchen Sekrets eingerichtet sind.

Über die physiologische Bedeutung dieser vital färbbaren Drüsenzellen (Lateraldrüsen, Kreuzdrüsen) ist es mir jedoch nicht gelungen vollständige Klarheit zu bekommen. Den allgemeinen Gesichtspunkten über die Grundlagen der Vitalfärbung zufolge, die in der letzten Zeit von v. MÖLLENDORFF (1918 *a, b*), NIRENSTEIN (1920) u. a. ausgearbeitet wurden (vergl. die Einleitung), muss man annehmen, dass das Sekret der Lateral- und Kreuzdrüsen aus sauren (lipoiden?) Plasmakolloiden besteht, die als Speicherungssubstrat für Vitalfarbstoffe dienen (siehe die Einleitung). Es ist bekannt, dass Sekrete, die von fermentbildenden Drüsenzellen abgesondert werden, sich durch Vitalfarbstoffe oft intensiv färben. Derartig gefärbte Granula hat man z. B. in den Speicheldrüsen, im Pancreas und in den Becherzellen des Dünndarmes gefunden (vergl. v. MÖLLENDORFF 1920). Es liegt deshalb nahe anzunehmen, dass die Lateral- und Kreuzdrüsen für Sekretion eines Verdauungssekrets spezialisiert sind. Bei *Stenostomum* habe ich tatsächlich Erscheinungen beobachtet, welche stark dafür sprechen, dass das vital färbbare Sekret, welches in einer geringen Menge von den körnigen Pharyngealdrüsen abgesondert wird, ein Ferment enthält, welches bei der extrazellulären Verdauung in Wirksamkeit tritt (vgl. S. 87). Welche spezielle Fermenteigenschaften dieses Sekret besitzen könnte, ist jedoch unsicher. Eine makroskopische Fermentuntersuchung dieser kleinen Formen lässt sich kaum ohne ein sehr grosses Versuchsmaterial ausführen. Da es unter allen Umständen unmöglich sein würde ein reines Pharynxextrakt zu erhalten (noch weniger Extrakt nur von Lateral- bzw. Kreuzdrüsen!), muss wohl der Wert einer solchen makroskopischen Enzymuntersuchung, was diese Drüsen betrifft, als ziemlich problematisch angesehen werden. Durch vergleichende Untersuchung mit nahestehenden Formen ohne solche stark vitalfärbbare Drüsen würde man vielleicht gewisse Haltepunkte zur Entscheidung der Frage erhalten.

Auch die Möglichkeit, dass das Sekret als Betäubungsmittel oder Gift den Beutetieren gegenüber dient, muss indessen mit in Betracht genommen werden¹. Ich halte diese Möglichkeit für desto wahrscheinlicher als auch die Drüsenzellen, welche

¹ Das giftige Sekret in den Nesselkapseln von *Hydra viridis* färbt sich, wie ich gefunden habe, sehr stark mit Neutralrot.

bei vielen rhabdocölen Turbellarien in das Vorderende (die »Stäbchendrüs« der Mesostomiden) oder den Rüssel (*Calyptorhynchia*) einmünden, vital färbbare Sekretkörner enthalten. Die an dem Mundrand von *Macrostomum* ausmündenden Rhabditendrüs«n enthalten gleichfalls derartige färbbare Körner.

Welche Funktion dem Sekret der Lateral- bzw. Kreuzdrüs«n zukommt lasse ich vorläufig unentschieden. Es scheint mir aber, dass man zunächst unter den beiden eben hervorgehobenen Möglichkeiten — der enzymatischen oder der toxischen — zu wählen hätte. Es ist ja jedoch keinesfalls ausgeschlossen, dass das fragliche Sekret Ferment- und Gifteigenschaften vereinigen könnte.

Ich habe die Sekretion des vital färbbaren Sekrets während der Fütterung untersucht, teils bei Jungen, teils bei älteren Exemplaren von *Mesostoma lingua*. Eine grössere Anzahl Jungen mit stark gefärbten Lateraldrüs«n (vgl. S. 60) wurde auf 2 Kulturen verteilt: A. Nahrungs- und B. Hungerkultur. Zu der vorigen wurden täglich einige Stücke von einem getöteten *Asellus* gesetzt. Nach drei Tagen fand ich bei allen Exemplaren in der A-Kultur die Lateraldrüs«n vollständig entfärbt oder mit nur einigen roten Sekretkörnern, während die Lateraldrüs«nfärbung bei den Exemplaren in der B-Kultur unverändert war. Die letzteren wurden danach auf derselben Weise wie die Exemplare in der A-Kultur ausgefüttert. Nach zwei Tagen zeigten die meisten Exemplare deutliche Spuren von Entfärbung (oft einseitige Drüs«nfärbung), aber erst nach weiteren drei Tagen waren alle Exemplare vollständig entfärbt. Hieraus scheint hervorzugehen, dass die Entleerung des vital färbbaren Sekrets im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme vor sich geht. Bei Versuchen mit älteren Exemplaren, wo nicht nur die Lateraldrüs«n sondern auch die Pigmentzellen stark mit Neutralrot gefärbt waren, konnte ich dagegen keinen so deutlichen Unterschied in der Entfärbungsgeschwindigkeit zwischen den Lateraldrüs«n bei gefütterten Tieren und bei Hungertieren konstatieren. Zwar kann man auch hier finden, dass die Sekretfärbung bei den gefütterten Tieren abnimmt, aber die Entfärbung geht sehr langsam vor sich (bei einem Versuch ziemlich ungeschwächte Färbung nach 10 Tagen). Dieses beruht wahrscheinlich auf einer fortschreitenden Infiltration des Farbstoffes von umgebenden Geweben (die Pigmentzellen stark gefärbt!), so dass, wenn nach und nach neues Sekret sich bildet, dieses gleichzeitig auch gefärbt wird.

Auch die *Oesophagealdrüs«n* enthalten mehr oder weniger reichliche Mengen von färbbaren Sekretkörnern. Diese Oesophagealdrüs«n dürften von spezieller Bedeutung sein bei Formen, wo der Pharynx nur eine geringe Anzahl Drüs«nzellen enthält (z. B. die Dalyelliden und im allgemeinen Formen mit Tonnenpharynx).

Ich bin also geneigt diesen verschiedenen Drüs«nssekreten die relativ schnelle Verdauung zuzuschreiben, welche die aufgenommenen Nahrungsstoffe in den Darmvakuolen erleiden. Speziell sollten die vital färbbaren Sekretkörner geformte Profermente von derselben Sorte wie z. B. bei *Paramaecium* präsentieren können. Das übrige Pharyngealdrüs«nssekret sollte zur Aufgabe haben können, teils die Profermente zu

aktivieren, teils die Nahrungskörper mit einer Sekrethülle, welche gleichzeitig Ferment enthält, zu umgeben. Wir kommen hierauf in dem Folgenden näher zurück.

2. Die extraplasmatische (extrazelluläre) Verdauung.

Diese Verdauungsweise habe ich bei den zu Sect. *Hysterophora* gehörenden Rhabdocölen typisch entwickelt gefunden (Ausnahme: die Gattung *Prorhynchus*; vgl. das Vorhergehende). Die folgende Beschreibung gründet sich hauptsächlich auf Untersuchungen von *Stenostomum leucops*.

Wir haben schon hervorgehoben, dass die hierher gehörenden Formen die Beuteobjekte ganz verschlucken, was sicherlich darauf beruht, dass ihr Pharynx sich nicht zum Aussaugen der Beute eignet. Ihre Raubgier ist gross. *Stenostomum leucops* kann sogar Tiere verschlingen, die grösser sind als er selbst, z. B. kleine Naiden. *Microstomum* lebt ja, wie bekannt, zum grossen Teil von *Hydra*, welche er nur, auf Grund einer gewissen Taktik, verschlucken kann (siehe MARTIN 1910). Bezeichnend für die Raubgier bei den *Macrostomum*-Arten ist es, dass ich einmal nicht weniger als 13 völlig unverdaute Daphnien im Darm eines 4 Millimeter langen Exemplares von einer hierher gehörenden Art (sp. ?) antraf. Die Daphnien, von denen einige noch schwache Lebenszeichen von sich gaben, lagen dicht gepackt, so dass der Darm stark gespannt war.

Die gefressenen Beutetiere findet man nicht selten in allen möglichen Zersetzungsstadien in ein und demselben Tiere. Während einige sich noch in frischem Zustande im Darmlumen bewegen, zeigen andere bereits starke Spuren der Zersetzung; von den Rotatorien findet man oft nur einzelne Kiefern und Chitinpauzer. Diese Erscheinungen können nur durch eine ausgeprägte extrazelluläre Verdauung erklärt werden. Um ungefähr eine Vorstellung davon zu erhalten, wie schnell die extrazelluläre Zersetzung bei *Stenostomum* wirkt, habe ich einige Exemplare 10 Tage hungern lassen (nach 10 Hungertagen ist der Darm immer frei von Nahrungsresten). Darauf wurden die Tiere mit einer Pipette auf *Salvinia*-Blätter mit reichlicher Rotatorien-Besetzung gesetzt. Am folgenden Tage (nach 22 Stunden) erwies es sich, dass einige Exemplare vollständig verdaute Rotatorien enthielten.

Wo werden die Stoffe abgesondert, die eine so kräftige Wirkung haben? Aus der Beschreibung, die ich oben von den Darmepithelzellen gegeben habe, dürfte es deutlich hervorgehen, dass sie nicht aus dem Darmepithel stammen können. Die Körnerkolben sind zu stark fluktuierende Gebilde, um in Betracht kommen zu können (vergl. auch S. 43—48) und die Flimmerzellen haben nicht den geringsten Drüsencharakter; von den Amöboid- und Exkretzellen kann man ohne weiteres absehen. Im Darmlumen selbst werden also sicherlich keine lösenden Stoffe abgesondert und übrigens würde deren Wirkung durch die beträchtlichen Wassermengen, die das Tier mit der Beute zusammen verschluckt, bedeutend abgeschwächt werden. Es bleiben somit bloss die Pharynxdrüsen übrig, deren Schleimsekret die Beute bei der Passage des Pharynx einhüllt.

Unter was für Reaktionsverhältnissen wirken die auflösenden Fermente? Ich habe Lackmuskörner und Alizarin oder gelöstes Kongorot in Wasser mit einigen Exemplaren *Stenostomum* suspendiert. Die in den Darm aufgenommenen Partikel haben nie derartige Veränderungen gezeigt, aus denen man auf Anwesenheit von Säure hätte schliessen können. *Salviniablätter* mit darauf festsitzenden Rotatorien sind mit Neutral- und Kongorot vital gefärbt und nach Abspülung mit reinem Wasser in ein mehrere Exemplare *Stenostomum* enthaltendes Wasser gebracht worden. Die im Darm aufgenommenen, gefärbten Beuteobjekte, hatten keinerlei Farbenveränderung erfahren. Diese Versuche schliessen also das Vorkommen freier H-Jonen, bezw. OH-Jonen aus. Dagegen kan man wohl nicht behaupten, dass saure Stoffe überhaupt nicht mitwirken können, denn sie können an Kolloide gebunden sein, wobei ihre Dissoziation auf ein Minimum beschränkt wird. Eigentlich dürfte das Pharyngealsekret zum Teil solche saure Kolloide enthalten, denn seine vitale Färbbarkeit spricht unter anderem dafür.

Durch den Schleimgehalt des Pharyngealsekrets wird erreicht, dass die grossen Beuteobjekte leicht in dem Darm hinabgleiten und dass die Darmwände nicht durch Auswüchse, Stacheln u. s. w. beschädigt werden; das Pharyngealsekret klebt gewissermassen an der Beute fest und kann unter einer verhältnismässig starken Konzentration wirken. Von letzterem habe ich mich dadurch überzeugt, dass ich *Stenostomum* mit Butterfett fütterte, das durch Schmelzen mit Sudan III oder Scharlach R. gefärbt war. Das Fett wurde im Wasser in kleinen Tropfen emulgiert und von den Tieren mit Gier angenommen, die sich dabei in Massen an der Wasseroberfläche sammelten. Nach einigen Stunden wurden sie in reines Wasser übergeführt. Alle untersuchten Exemplare hatten rote Fettröpfchen im Darm und *jedes Fettröpfchen war mit einer mehr oder weniger dicken hyalinen Schleimhülle umgeben.*

Ich habe auch die Veränderungen der Nahrung, die im Darne vor sich gehen, näher zu verfolgen versucht. Die mit Sudan gefärbten Fettröpfchen zeigten bald eigentümliche Zerfressungs-Erscheinungen. Oft schienen sie zuerst an einem Punkte ihrer Oberfläche angegriffen und zerfressen zu werden, wobei sich häufig kleine rote Bruchstücke bildeten; darauf traten gleiche »Korrosionserscheinungen« an anderen Stellen auf, und schliesslich zerfiel der grosse Fetttropfen in eine Anzahl kleinerer, oft dicht geballter Tropfen (T. II, F. 5). Nach ungefähr 24 Stunden befanden sich die meisten im Darmlumen verbliebenen Tröpfchen in dem Stadium, wie Fig. 5 c es zeigt. Der äussere Teil der kugelrunden Schleimhülle war infolge eingesprenchter, äusserst kleiner Splitter, mehr grau geworden; in dem zentralen, immer noch hyalinen Teil befand sich ein minimales Fettröpfchen, welches jedoch mitunter auch fehlte.

Um die eigentümlichen Korrosionserscheinungen bei den Fettröpfchen zu erklären, stellte ich folgende Arbeitshypothese auf: die Enzyme kommen in ihrem inaktiven Zustande als Granula in der Schleimhülle vor (vielleicht identisch mit den vital färbbaren Körnchen im Pharyngealsekret) und werden, je nach der Ver-

teilung der Granulapartikel in der Schleimhülle, auf einen oder auf verschiedene Punkte der Fettröpfchenoberfläche wirken. Dieses kann offenbar zu lokalen Veränderungen in der Oberflächenspannung der Fettröpfchen mit daraus folgenden Unregelmässigkeiten in der Umgrenzung führen; hierbei bilden sich gleichzeitig kleine Mengen von Fettsäuren oder Verbindungen von ihnen, die allmählich als kleinere Körner oder Splitter in den peripheren Teilen der Schleimhülle ausgefällt werden.

Um die Richtigkeit dieser Theorie zu prüfen, wurden erst eine Anzahl Tiere in einer sehr schwachen Neutralrotlösung gefärbt. Sie wurden mit der Pipette mehrere Mal in reines Wasser überführt und schliesslich mit durch Sudan gefärbtem Fett, wie vorher, gefüttert. Im Darm der gefütterten Exemplare konnte man bald Fettröpfchen bemerken, die von einer schwach diffus rotgefärbten Schleimhülle umgeben waren. *In jeder Schleimhülle war eine grössere oder kleinere Anzahl äusserst kleiner roter Körner* (T. II, F. 4). Diese waren oft besonders schwer zu entdecken, da sie gleichförmig zerstreut in der Schleimhülle vorkamen¹. Bei den stärker angegriffenen Fettröpfchen zeigten sie indessen eine sehr ausgesprochene Konzentrierung und lagen hier besonders dicht um eine durch ihre helle Farbe stark hervortretende Blase angesammelt. Diese Beobachtungen erinnern in auffallender Weise an die Erscheinungen bei gewissen Protozoen, wo man bei Vitalfärbung gefunden hat, dass sich gefärbte Granula, die als Profermente betrachtet werden, um jede Nahrungsvakuole ansammeln. Es gibt jedoch auch Verschiedenheiten; während die Vakuolen bei den Protozoen den Nahrungskörper vollkommen umschliessen und die Neutralrotkörner in die Vakuolen eindringen — wo sie wesentliche Veränderungen durchmachen, wobei die Reaktion der Vakuole sich von einer sauren in eine alkalische verwandelt — kann etwas Ähnliches in Bezug auf die Neutralrotkörner und die wasserklaren Bläschen bei *Stenostomum* nicht beobachtet werden. Ich habe niemals feststellen können, dass Körner in die Bläschen eingedrungen sind, oder dass sich diese gefärbt hätten. Wenn aber an einer Stelle eine fermentative Zersetzung des Fettes und eine hierdurch hervorgerufene Veränderung in der Oberflächenspannung die Entstehung einer »Pseudopodie« veranlassen würde, so würde es durch Zusammenpressung des Schleimmantels an dieser Stelle zu einer passiven Konzentrierung der Granulapartikel kommen, die nun deutlicher als eine rotgefärbte Zone um das Bläschen herum hervortreten². *Man muss deshalb, wie schon hervorgehoben worden ist, annehmen, dass das lipolytische Ferment auf gewissen Punkten mit den Fetttropfen in Berührung kommt und dadurch seine Wirkung ausübt, wobei die Fetttropfen in kleinere Tröpfchen zerfallen, wobei gleichzeitig Teile derselben aufgelöst werden.*

In Fig. 4 (T. II) werden die 4 Fettröpfchen von einer gemeinsamen, eine An-

¹ Diese Körner sind in der Abbildung (T. II, F. 4) bedeutend grösser dargestellt als sie bei der entsprechenden Vergrösserung erschienen. Die Schleimhüllen waren schwach diffus rot (in der Abbildung ungefärbt).

² Dass die roten Körner nicht abgesprengte Teile der Fettkugeln oder deren Lösungsprodukte sind ergibt sich daraus, dass sie bei ungefärbten Tieren, die mit gefärbtem Fett gefüttert wurden, nicht beobachtet werden konnten.

zahl lichtbrechender Körner enthaltenden Schleimhülle zusammengehalten. Nach OTT werden kleinere Nahrungspartikel durch das Flimmerepithel der Mundhöhle beständig in dieselbe hineingewirbelt und hierbei von dem Sekret der Pharyngealdrüsen umhüllt. Auf diese Weise bilden sich offenbar die fermentreichen Schleimhüllen ringsum die Fettröpfchen. Von Zeit zu Zeit werden die aufgefangenen Nahrungspartikel verschluckt und beim Passieren des Pharynx von einem gemeinsamen Sekret umgeben. Im Darm des Tieres kann man oft mehrere solche Nahrungsballen beobachten (Textfig. 7 e). Diese wirbeln oft, vom Flimmern des Darmepithels getrieben, mit grosser Geschwindigkeit im Darmlumen umher. Die Nahrungsballen ihrerseits können so zusammenkleben, dass sie mitunter eine durch die ganze Länge des Tieres gehende Nahrungsmasse bilden.

Durch eine zufällige Beobachtung scheint die Entstehung der lichtbrechenden Körner in den peripheren Schleimhüllen ihre Erklärung zu finden. Das bei Fig. 4, F_2 (T. II) abgebildete Fettröpfchen wurde dabei beobachtet, wie es sich ausstreckte und eine kleine Portion abteilte, die aus der Hülle herausgepresst wurde und sich im selben Augenblick entfärbte. Der abgeschnürte Teil glich vollständig den übrigen lichtbrechenden Körnern im Nährkörper. Diese bestehen also wenigstens teilweise aus Resten der eigentlichen Verdauung. Derartige Reste liegen, wie beschrieben, auch in den Schleimhüllen um die einzelnen Nahrungspartikel und werden wohl nach beendigter Verdauung in der Umgebung verstreut.

Andere von den lichtbrechenden Körnern, besonders die, welche nicht selten grössere oder kleinere zusammenhängende Ballen oder Klumpen bilden, sind wieder Exkretprodukte, die von den in den Darmwänden vorkommenden Exkretzellen herkommen (siehe S. 66 und Teil II).

Grössere Beutetiere werden natürlich direkt verschlungen und gleichfalls in Sekret eingehüllt. Die Verdauung von z. B. Rotatorien scheint teils dadurch vor sich zu gehen, dass Fermente in die Öffnungen des Hautskeletts des Beutetieres eindringen, und teils dadurch, dass die dünnen intersegmentalen Häute zerstört werden.

Nach obigen Ausführungen kann wohl kaum in Zweifel gezogen werden, dass die extrazelluläre Verdauung bei Stenostomum von vorwiegender Bedeutung ist. Ebenso wenig kann man daran zweifeln, dass sie sich unter Einwirkung von extrazellulären Fermenten vollzieht; es muss ein lipolytisches und wahrscheinlich auch ein proteolytisches Ferment vorhanden sein. Es gibt aber kein amylolytisches Ferment, denn aufgenommene Stärkekörner erfahren im Darm nicht die geringste Veränderung.

Ganz ähnliche Erscheinungen während der Verdauungsprozesse als die, welche wir näher bei *Stenostomum* studiert haben, können auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* beobachtet werden. Es kann also ebensowenig wie bei *Stenostomum* bezweifelt werden, dass die Verdauungsflüssigkeiten auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* eine kräftige Fermentwirkung haben, als dass sie aus den Pharyngealdrüsen kommen müssen. Welche spezielle Aufgabe die am Mundrande von *Macrostomum* ausmündenden Stäbchendrüsen haben, ist schwer zu sagen. Man hat darauf hingewiesen, dass die spitzen Stäbchen in die weicheren Teile der Beutetiere eindringen

und diese dadurch töten oder betäuben können (auch die Massen von Stäbchen, die am vorderen Ende ausströmen, sollen diese Aufgabe haben). Ich glaube, man kann sich hierbei mit Recht fragen, ob nicht auch gleichzeitig ein Verdauungsekret in die Beute gespritzt wird (erythrophile vital färbbare Körnchen kommen im Stäbchen-drüsensekret vor). Die Stäbchen würden somit dem Fermente den Weg bahnen. Das Beuteobjekt würde also bereits beim Passieren des Mundrandes eines *Macrostomum* vom Verdauungsferment durchtränkt werden und die tiefer einmündenden Pharyngealdrüsen umgeben es ausserdem noch mit einer äusseren Schleimhülle. Da die Stäbchen ohne Zweifel auf dieselbe Weise, wie sie es im Wasser tun, auch im Inneren des Beutetieres anschwellen und verschleimen, so können sie ausserdem die inneren Gewebe desselben auflockern und die Verdauung noch mehr beschleunigen.

3. Kommt eine gemischte intra- und extraplasmatische Verdauung bei den Rhabdocölen vor?

Wir haben in dem Vorhergehenden eigentlich nur gezeigt, dass die Verdauung bei den Rhabdocölen überwiegend intra- (1.) oder überwiegend extraplasmatisch (2.) sein kann. Es fragt sich jetzt ob nicht in dem vorigen Falle auch eine, wenn auch vielleicht weniger hervortretende extraplasmatische Verdauung nachgewiesen werden kann und umgekehrt.

Rein theoretisch genommen kann eine extraplasmatische Verdauung sehr gut neben einer mehr oder weniger überwiegend intraplasmatischen Verdauung vorkommen. Ich habe darauf hingewiesen, dass die Verdauungsgeschwindigkeit bei den Rhabdocölen grösser ist als bei den Tricladen, und dass dieses Verhältnis wahrscheinlich auf das Vorkommen von Verdauungsenzymen in dem Sekret der Pharyngeal- und Oesophagealdrüsen zurückzuführen ist. Diese Enzyme haben also Möglichkeiten rein extraplasmatisch zu wirken.

In der Realität dürfte jedoch eine solche extraplasmatische Verdauung bei den zur Gruppe 1. gehörenden Formen eine recht kleine Bedeutung haben. Dies beruht teils darauf, dass die Nahrung, welche in den Darm hineinkommt, gewöhnlich dieselbe stark fragmentierte, zur Inkorporierung schon dienliche Beschaffenheit wie bei den Tricladen zu haben scheint, teils darauf, dass das Darmepithel auch hier sehr schnell die Veränderungen erfährt, welche die Inkorporierung der Nahrungskörper in das verdauende Plasma mit sich führt.

Unter den zu der Sect. *Lecitophora* (v. GRAFF) gehörenden Rhabdocölen habe ich nur betreffs der *Dalyellia*-Arten gefunden, dass die Beutetiere in der Regel ganz verschluckt werden. Wenn man das Verhalten des Darmepithels während der Verdauung bei einer *Dalyellia* und einem *Stenostomum* vergleicht, wird man jedoch grosse Verschiedenheiten finden. Das Darmepithel bei dem Letzteren verändert auch während der stärksten Verdauungswirksamkeit nicht merkbar seine Form und lässt immer noch ein weites Darmlumen offen, in welchem die Beutetiere sich frei bewegen

können, so lange sie noch lebend sind. Bei den *Dalyellia*-Arten wieder schliesst sich das Darmepithel vollständig um den gefangenen Körper des Beutetieres herum. Durch geeignetem Deckglasdruck ist es mir nicht selten gelungen den ganzen Darm einer *Dalyellia* mit einem dort eingeschlossenen Beutetier (einer Rotatorie oder dergl.) zu isolieren. Das Beutetier lag wie in einer dicht ansitzenden Zwangsjacke, die vom Darmsyncytium gebildet wurde; bei seinen Bewegungen konnte es wohl die Darmwand ausdehnen, konnte sich aber aus seinem Gefängnis nicht befreien.

Tatsächlich besteht kein grosser Unterschied zwischen der Verdauungsweise einer *Dalyellia* und einer acölen Turbellarie. Formell gesehen liegen wohl die Beuteobjekte bei der Vorigen in einem Darmlumen, welches bei der Letzteren fehlt; in der Realität werden aber die Beutetiere in beiden Fällen unmittelbar von dem verdauenden Syncytium umgeben. Das Darmlumen einer *Dalyellia* ist nur, kann man sagen, temporär zu einer das Beutetier umgebenden Vakuole im Darmsyncytium verwandelt worden. Im Letzteren können indessen die Nahrungskörper des mehr oder weniger aufgelösten Beutetiers direkt aufgenommen werden und danach eine wirklich *intraplastische* Verdauung durchmachen.

Wir gehen darnach zu der Frage über, ob umgekehrt die *extraplastische* Verdauung, wie wir sie bei *Stenostomum* studiert haben, auch in Vereinigung mit einer *intraplastischen* Verdauung vorkommt. Meine mit Verfütterung von feinen Karminsuspensionen, Tusche u. s. w. angestellten Experimente zeigen, dass die gefärbten Partikel zusammen mit den Nahrungssubstanzen zu kleinen Bällen vereinigt werden. Die Nahrungsstoffe verschwinden bald, wobei sich die Darmzellen gleichzeitig mit Öltröpfchen füllen; ich habe nie beobachtet, dass die Darmzellen Farbpartikel aufnehmen, auch wenn ich die Tiere wochenlang in den Suspensionen hielt. Orr nimmt an, dass die seiner Ansicht nach pseudopodienartigen Cilienfortsätze der Flimmerzellen sich um die Nahrungskörper zusammenlegen können, die nachher durch das Einziehen der Cilien in die Zellen eingezogen werden. Wenn diese Ansicht richtig wäre, so müsste man im Flimmerbesatze recht oft Fettröpfchen und derartige Partikel eingeschlossen finden; ich habe jedoch etwas derartiges weder an ausgepressten Flimmerzellen noch an lebenden Tieren feststellen können. Weiterhin müsste man erwarten, dass das Flimmern nach einer reichlichen Fütterung bedeutend nachlassen müsse, da ja eine ganze Reihe von Cilien so zu sagen an den Nährpartikeln verankert sind und andere wiederum, mit Nahrungskörpern belastet, in die entsprechenden Zellen eingezogen werden. Ich habe indessen derartige Erscheinungen nicht beobachten können. Ausserdem ist, wie ich bereits früher nachzuweisen suchte, der Ausgangspunkt für die Orr'sche Theorie — der Pseudopodien-Charakter der Cilien — falsch. Schliesslich haben meine Experimente mit der Verfütterung von gefärbtem Fett gezeigt, dass die Darmzellen niemals die roten Fettröpfchen aufnehmen. Dagegen kann man oft, besonders nach längerer Fettfütterung, beobachten, dass das ganze Darmepithel nach einiger Zeit eine hübsche, deutlich gelbe Färbung erhält. Hiermit kann die ebenso deutliche grüne Färbung des Darmepithels der Tiere verglichen werden, die von Algen gelebt haben, trotzdem man in demselben

niemals Chlorophyllkörper antrifft. In beiden Fällen dürfte der Farbstoff durch Lösung und Resorption in das Epithel gelangt sein.

Durch die Untersuchungen PFLÜGER's (1900) wissen wir, dass Sudan III und Scharlach R. in den Fettkomponenten und ihren Derivaten löslich sind. Wenn diese in die Darmzellen hineindiffundieren, so müssen sich die Fettröpfchen, sowohl die zuvor in den Zellen vorhandenen wie die in denselben neu gebildeten, schwach färben. Dieses ist auch bei *Stenostomum* der Fall. Wenn das Fett im Darm nicht zersetzt, sondern direkt aufgenommen würde, so müsste bei den obigen Versuchen die eine oder andere Zelle sowohl ungefärbte (präexistierende) als auch rotgefärbte, soeben aufgenommene Fettröpfchen enthalten. Dies ist auch bei *Dendrocoelum* und im allgemeinen bei Formen mit intraplasmatischer oder intrazellulärer Verdauung der Fall. Bei *Stenostomum* dagegen scheinen sich auch die präexistierenden Fettröpfchen zu färben. Die Schlussfolgerung muss also die sein, dass die Fettröpfchen nicht direkt, d. h. im unveränderten Zustande, von den Darmzellen aufgenommen werden können. Was für Karmin, Tusche, Fettröpfchen u. s. w. gilt, dürfte auch für feste Partikel im allgemeinen Geltung haben. *Auf amöboidem Wege nehmen also die Darmzellen bei der erwähnten Art keine Nahrungstoffe auf.*

Die Verdauung bei Stenostomum leucops ist also ausschliesslich extrazellulär bzw. extraplasmatisch.

Mehrere Wahrscheinlichkeitsgründe sprechen, wie wir gesehen haben, für diesen Satz:

1. Die Effektivität der extrazellulären Verdauung macht eine intrazelluläre ziemlich überflüssig.

2. Der Bau des Darmes (eine weite und geräumige Darmhöhle, ein verhältnismässig niedriges Epithel) lässt das Vorkommen einer irgendwie hervortretenden intrazellulären Verdauung unwahrscheinlich erscheinen.

3. Die Darmzellen enthalten niemals definierbare Nahrungspartikel.

4. Das kräftige Flimmern der Darmzellen scheint mehr für die Verteilung der gelösten Nährstoffe auf die resorbierende Oberfläche geeignet zu sein als wie eine intrazelluläre Aufnahme von Nahrungskörpern zu begünstigen; es scheint eher, als ob das Flimmern diese Körper, sofern sie frei beweglich sind, daran hindern sollte mit den Darmzellen in einen Kontakt zu kommen, der Phagocytose möglich machen würde.

Auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* scheinen die Darmzellen nicht die Fähigkeit zu besitzen feste Nahrungskörper aufzunehmen. Meine Versuche mit *Microstomum lineare* (Fütterung mit zerhackten *Asellus* mit Zusatz von Karmin, Stärke und anderen festen Stoffen), sind jedoch recht unvollständig, was teils darauf beruht dass die Tiere nicht gerne etwas von der fraglichen Nahrung aufnahmen, teils darauf, dass sie während der Versuche nicht lange lebten; schon am folgenden Tage fand ich die Tiere oft blasig aufgeschwollen und wenig beweglich.

Ich kenne nur einen Umstand was darauf hindeuten könnte, dass die flimmern-den Darmzellen wirklich feste Partikel der Nahrung aufnehmen können. Ich denke

dabei an das Vorkommen von Nesselzellen in den Darmzellen bei *Microstomum lineare* und einigen anderen *Microstomum*-Arten sowie bei *Stenostomum Sieboldii*.

Diese Nesselzellen stammen tatsächlich, wie wir durch MARTIN's hübsche Untersuchung (1908) wissen, von aufgefressenen Hydren.

Da die Versuche uns nicht haben zeigen können, wie eine Aufnahme von solchen festen Körpern in die Darmzellen möglich ist, müssen wir versuchen wo möglich durch einen Vergleich mit den, gleichfalls mit Nesselbatterien versehenen Aeoliden, welche in dieser Hinsicht etwas näher studiert sind (GROSVENOR 1903), diesbezüglich zu einem Resultat zu kommen. Bei *Aeolis* liegen die Nesselzellen in den äussersten Endzweigen des stark verzweigten Darmes, die in die für *Aeolis* charakteristischen Rückenfortsätze («cerata») eindringen. Diese letzten Darmdivertikel bilden kleine Bläschen («Cnidosacs») und jedes solches Bläschen steht durch einen Cilienkanal in Verbindung mit einem Gastraldivertikel. Die Aeoliden leben von Hydroiden, die im Darne und dessen Verzweigungen verdaut werden. Die isolierten Nesselkapseln werden durch die Cilienkanäle in die Nesselsäcke eingeführt und von deren Epithelzellen («Cnidoblasten») oft in grosser Zahl in ein und dieselbe Zelle aufgenommen. Jede Kapsel wird darauf von einer «Membranous cyst» umgeben, welche wahrscheinlich von kleineren und schmäleren epithelialen Zwischenzellen abgesondert wird, vielleicht auch von den Cnidoblasten selbst. Das Zellplasma der Cnidoblasten degeneriert und besteht somit in fertigem Zustande aus einem membranösen Bläschen, welches eine oder mehrere Nesselzellen und Reste des Zellplasmas enthält. Die Nesselzellen ordnen sich so, dass die Explosion in der Richtung nach aussen hin vor sich gehen kann. Was in diesem Zusammenhang am meisten interessiert, ist die Art und Weise, wie die nesselkapselführenden Zellen ihren fremden Inhalt aufnehmen. GROSVENOR (l. c.) sagt hierüber kurz und bündig: »the cnidoblast . . . ingest nematocysts at its opposite end, which remains naked and amoeboid». Nähere Angaben über diese Einzelheit werden nicht gemacht, man kann aber aus dem Vergleich mit anderen Mollusken, bei denen die Leber («Mitteldarmdrüse») feste Nahrung aufnehmen kann (vgl. BIEDERMANN 1911 S. 958), gewisse Schlussfolgerungen ziehen. Es scheint als ob bei den Mollusken bloss diejenigen Nahrungspartikel, die den Resorptionszellen unmittelbar aufliegen, an deren schleimhaltigen Fläche sie sich festgesetzt haben, auf amöboidem Wege aufgenommen würden; die zentraler im Lumen liegende Nahrung wird erst durch extrazellulär abgesonderte Enzyme zersetzt, an denen die Molluskenleber bekanntlich reich ist.

Ich glaube, dass bei den mit Nesselzellen ausgerüsteten Turbellarien ähnliche Verhältnisse vorliegen. Die freie Fläche des Darmepithels bei einem *Microstomum* ist immer von einer recht dicken Sekretschicht bedeckt, die scheinbar von den gut entwickelten Körnerkolben gebildet wird. Sie ist auf der Fig. 1. (T. I) als eine schwärzliche Begrenzung des Darmepithels einwärts erkennbar.

Eine verschlungene *Hydra* muss das Darmlumen beträchtlich ausweiten; ihre von Pharyngealdrüsensekret bekleidete Körperoberfläche kommt bei *Microstomum* in intimen Kontakt mit dem Darmepithel. Es ist möglich, dass die trennenden Sekret-

schichten ein Explodieren der Nesselkapseln verhindern. Die die Schleimschicht imprägnierenden, lösenden Fermente greifen die *Hydra* an, ihr Körperepithel wird aufgelöst und die Nesselkapseln werden auf diese Weise freigemacht. Als an der Oberfläche liegende Körper setzen sie sich leicht in der Sekretschicht des Darmepithels fest, und es bedarf somit in Wirklichkeit bloss einer schwachen amöboiden Tätigkeit der Darmepithelzellen um die fremden Körper in sich aufzunehmen. Der nähere Verlauf dieses Prozesses entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis. Man kann jedoch annehmen, dass er sich auf die gleiche Weise wie z. B. bei *Hermaea* vollzieht. Bei dieser kann man nach BRÜEL (zit. n. BIEDERMANN 1911, S. 958) beobachten, wie nach der Nahrungsaufnahme grosse Mengen verschiedener Algenchromatophoren in allen Leberstämmen und -zweigen zerstreut vorkommen, teils frei im Lumen, teils an den Wänden haftend; man kann sehen, wie die Zellwände sich um die letzteren wallförmig erheben und einige Nahrungskörper mit einer dünnen Plasmaschicht umgeben, wodurch dieselben in das Innere einer der äusseren Zellvakuolen gelangen.

Diese Auslegung scheint jedoch im Widerspruch mit früher erwähnten Erscheinungen zu stehen, denen zufolge z. B. Karminkörner in der Nahrung nie von den Darmzellen aufgenommen werden. Es muss aber hervorgehoben werden, dass die mehr oder weniger frei beweglichen Karmin- oder Stärkekekörnchen nie in denselben intimen Kontakt mit den Darmzellen kommen wie die Nesselzellen der den Darm ausdehnenden *Hydra*.

Es könnte ja auch darauf hingewiesen werden, dass bei *Hydra* gewisse Körper phagocytirt, andere dagegen zurückgewiesen werden. Hier tritt jedoch die amöboide Bewegungsfähigkeit der Darmzellen stark hervor, was aber, nach HADZI (1906), kein Hindernis dafür bietet, dass Blutkörperchen des Frosches, die in die Gastralhöhle injiziert wurden, niemals von den Entodermzellen aufgenommen werden, ebensowenig wie Stärkekekörner. Die Darmzellen besitzen somit eine gewisse Wahlfähigkeit, die nicht ausschliesslich von der Verdaulichkeit der Nahrung bestimmt wird, denn die im Darmlumen liegenden Blutkörperchen werden bereits nach kurzer Zeit angegriffen und zersetzt, während andererseits die Stärke eine für die *Hydra* völlig unverdauliche Nahrung ist. Ob dieselbe Erklärung auch auf *Microstomum* angewandt werden kann, will ich dahingestellt sein lassen. KEPNER (1920) glaubt, dass eine derartige ausgeprägte Wahlfähigkeit vorhanden sei und sagt: »the cells of the endoderm must distinguish between the nematocysts and other solid or rounded objects within the enteron just as an Amoeba distinguishes between food and non-food» (S. 269). In Wirklichkeit bietet es jedoch eine neue Schwierigkeit festzustellen, worauf das Wahlvermögen der Darmzellen beruhen sollte.

V. Zusammenfassung und allgemeine Schlussfolgerungen.

Bei den bis jetzt untersuchten tricladen und rhabdocölen (incl. allöocölen) Formen finden wir folgende Verdauungsarten:

1. Eine ganz oder hauptsächlich *intraplasmatische Verdauung*: bei *Dendrocoelum* und wahrscheinlich den Tricladen im Allgemeinen, weiter bei den allermeisten Rhabdocölen und zwar bei allen denen, die zur Sect. *Lecitophora* v. GRAFF gehören sowie der Gattung *Prorhynchus* aus der Sect. *Hysterophora*. Wahrscheinlich gehören auch die Allöocölen im Allgemeinen zu dieser Gruppe.

2. Eine *extraplasmatische* (extrazelluläre) *Verdauung*: bei allen Rhabdocölen der Sect. *Hysterophora* v. GRAFF, mit Ausnahme der Gattung *Prorhynchus*.

Zu 1. Die assimilierenden Darmzellen dieser Gruppe zeigen eine deutliche amöboide Bewegungsfähigkeit und haben keine typische Cilienbekleidung. Diese Zellen, die eine grosse Neigung zu Syncytienbildung haben, bilden deshalb gewöhnlich keine typische Epithelschicht. Besonders während der Verdauung sind sie grossen Form- und Grössenveränderungen unterworfen: 1) Sie vergrössern und verlängern sich durch Wasseraufnahme und können das Darmlumen völlig ausfüllen; dadurch und im Zusammenhang mit 2) der amöboiden Beweglichkeit wird 3) die Geneigtheit der Darmzellen, syncytiale Verbindungen mit einander einzugehen vergrössert, was ihrerseits die Aufnahme der Nährkörper in das verdauende Plasma begünstigt.

Die Beutetiere werden in der Regel mit Hilfe eines mehr oder weniger kräftigen, muskulösen, kompliziert gebauten Pharynx ausgesogen. Wo ganze Beuteobjekte verschlungen werden (z. B. bei den *Dalyellia*-Arten), werden sie — ähnlich wie bei den »Acölen« — von dem Darmsyncytium allseitig dicht umgeben und verdaut.

Bei den Tricladen scheinen fermenterzeugende Drüsenzellen zu fehlen und die Pharyngealdrüsen nur die Aufgabe haben den Pharynx an der Beute zu befestigen, um die Aussaugung der letzteren zu erleichtern. Die Resorption geht deshalb äusserst langsam von statten.

Bei den Rhabdocölen münden am Pharynxmunde und an der Innenseite des Pharynx Drüsenzellen, die hauptsächlich Schleim, aber zugleich auch ein vital färb-

bares Sekret produzieren. Einige Formen haben besondere Pharyngealzellen, die *nur* ein derartiges vital färbbares Sekret absondern (die Lateraldrüsen bei den Typhloplaniden, die Kreuzdrüsen bei *Acerorhynchus* und *Polycystis*). Dieses vital färbbare Sekret wird im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme entleert und hat wahrscheinlich auflösende oder giftige Eigenschaften (vielleicht mit einander kombiniert), die eine Tötung oder eine schnellere Verdauung des Beutetieres bewirken. Dass das Pharyngealdrüsensekret bei den Rhabdocölen in höherer Masse als bei den Tricladen an der Verdauung beteiligt ist, kann wohl mit dem grösseren Nahrungsbedürfnis und dem lebhafteren Stoffwechsel jener kleinen, rührigen Turbellarien in Zusammenhang gebracht werden.

Zu 2. Das Darmepithel besteht bei dieser Gruppe aus deutlich begrenzten, flimmernden Zellen, die keine amöboide Bewegungsfähigkeit haben und deshalb ein gegen das Darmlumen deutlich abgesetztes Epithel bilden. Syncytienbildungen fehlen (Ausnahme: *Alaurina*?). Das Darmlumen ist immer geräumig. Die Beutetiere werden ganz verschlungen und durch schnell wirkende Verdauungssekrete aufgelöst. Diese Verdauungssekrete werden zusammen mit Schleim von den Pharyngealdrüsen abgesondert, deren Ausführungsgänge auf der Innenseite des einfachen Pharynx münden.

Neben den assimilierenden Darmzellen (Amöboidzellen, Flimmerzellen) gibt es im Darmepithel Drüsenzellen, die sogenannten Körnerkolben. Diese spielen, meiner Ansicht nach, bei der eigentlichen Verdauung keine grössere Rolle. Sie sondern ein agglutinierendes Sekret ab, das bei der *Nahrungsaufnahme*, der *Vakuolenbildung* und der *Defäkation* von Bedeutung ist.

Im ersten Falle, wobei die Nahrungspartikel durch das Sekret verkittet werden, wird eine bessere Inkorporierung der aufgenommenen Nahrungspartikel gewährleistet. Auch begünstigt das Kolbensekret wahrscheinlich direkt die Pseudopodien- und Syncytienbildung dadurch, dass es die Berührungsfläche zwischen einem Nahrungskörper und dem entsprechenden Teil des Darmepithels vergrössert (Herabsetzung der Oberflächenspannung der Darmzellen). Die Nahrungskörper werden leichter festgehalten (festgeklebt), bis die intraplasmatische Inkorporierung beendet ist.

Im zweiten Falle kann das Drüsensekret durch Wasserabsorption zur Vakuolenbildung ringsum die Nahrungskörper beitragen.

Im dritten Falle, wobei die unbrauchbaren Nahrungsreste und die Abfallsprodukte verkittet werden, wird eine bessere Entleerung der Fäkalstoffe erzielt, was bei den Formen mit stark verzweigtem Darm (den Tricladen) von besonderer Bedeutung ist. Das Fäcesmaterial sammelt sich beim Defäkationsakte im Darmlumen selbst an. Das kurz vorher in den Darm gepumpte Wasser wird nämlich durch kräftige Muskelbewegungen im Darmlumen hin und her gepresst und reisst die in den distalen Teilen der Darmzellen (bezw. des Syncytiums) liegenden Abfallsprodukte los.

Da die Körnerkolben keinerlei für die Verdauung notwendigen Fermente absondern, können sie mitunter fehlen. Dies ist der Fall bei gewissen Rhabdocölen besonders dort, wo der syncytiale Charakter des Darmepithels stark ausgeprägt ist.

In einzelnen Fällen enthalten die Körnerkolben neben gewöhnlichem, nicht färbbarem Sekret auch vital färbbare Granula (*Uteriporus*, *Phaenocora*, *Monocelis*). Diese Körner und Tropfen zeigen sich im Allgemeinen erst nach einer gewissen Zeit nach der Färbung, weshalb sie durch Farbenabsorbtion und gleichzeitiger Volumsvergrößerung gewisser saurer Plasmakolloide (Endoplasmakörner) entstehen scheinen. Sie werden mit dem eigentlichen Körnerkolbensekret entleert. Ihre physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Man fragt sich nun, welche von den oben charakterisierten Verdauungsarten die ursprünglichere ist. Da die Sect. *Hysterophora* als ein in manchen Beziehungen vom Turbellarien-Stamm abweichender Zweig betrachtet werden kann, so kann man wohl mit Recht die intraplasmatische Verdauung, als die ursprünglichere betrachten. Sie hat auch die unvergleichbar weiteste Verbreitung unter den Turbellarien und wird auch bei den am einfachsten gebauten Turbellarien (den »Acölen«) angetroffen.

Verschiedene Tatsachen sprechen dafür, dass die extraplasmatische Verdauung eine spätere Errungenschaft der hystero-phoren Rhabdocölen ist. Bei *Prorhynchus* finden wir noch eine ausgeprägte intraplasmatische Verdauung. Bei anderen Formen, besonders bei *Stenostomum leucops*, kommen unter den flimmernden Darmzellen auch solche vor, die eine starke amöboide Bewegungsfähigkeit zeigen. Diese haben jedoch jede Bedeutung als nahrungsaufnehmende Zellen verloren. Aus ihnen gehen wahrscheinlich die eigentlichen Resorbtionszellen (Flimmerzellen) hervor, wobei die Pseudopodien, wenigstens teilweise, zu fixen Cilien umgewandelt zu werden scheinen. Dass die amöboide Nahrungsaufnahme den Flimmerzellen nicht von vornherein fremd ist geht aus ihrer Fähigkeit hervor bei gewissen hierher gehörenden Arten (z. B. *Microstomum lineare*) Nesselkapseln aus gefangenen Beutetieren (*Hydra*) aufzunehmen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass man zwischen »acölen« und »cölaten« Turbellarien kaum eine scharfe Grenze ziehen darf. Das Darmlumen bei den letzteren ist in der Tat oft wenig konstant. Bei der Nahrungsaufnahme tritt eine mehr oder weniger ausgeprägte Rückkehr zu dem acölen (Ursprungs-?) Stadium ein. Die Darmepithelzellen gehen in einander über und bilden Syncytien. Auch die Grenze des Darmepithels nach aussen (gegen das Mesenchym) ist nicht immer deutlich (z. B. bei *Phaenocora*). Ja, bei gewissen Formen (*Gyratrix*, *Acrorhynchus*, *Polycystis*, vielleicht bei allen mit einem Rüssel versehenen Rhabdocölen) liegen die Kerne der Darmzellen unmittelbar unter der äusseren Körpermuskulatur (vergl. Textfig. 3). Legen wir hierzu die Tatsache, dass die Syncytiierung des Darmepithels vielleicht bei keinen Rhabdocölen so ausgeprägt ist wie gerade bei diesen Formen, so geht hieraus hervor, dass die Grenze zwischen den Acölen und den Cölaten, wenn man mit diesen Ausdrücken nur die Beschaffenheit des verdauenden Syncytiums, bezw. des Darmes beabsichtigt, ziemlich fließend ist. Die Gefahr, die systematische Einteilung auf morphologische Verschiedenheiten eines Organsystems zu gründen,

welches so starke funktionelle Formvariationen zeigt, wie in dem vorliegenden Falle liegt offen zu Tage. Auf eine nähere Diskussion der systematischen Fragen, welche sich hieran anschliessen, können wir uns jedoch in diesem Zusammenhange nicht einlassen.

Wenn wir die Verdauungsverhältnisse bei den Tubellarien vergleichen mit dem, was man in dieser Hinsicht betreffs der *Coelenteraten* weiss, so bieten sich in vielen Hinsichten interessante Analogien. Wir werden hier nur auf die Verhältnisse bei den *Actinien* Rücksicht nehmen. Die in den Flimmerstreifen der Mesenterialfilamente bei den Actinien eingebetteten Drüsenzellen scheinen kein verdauendes Sekret abzusondern. Überhaupt kann man aus den zahlreichen Versuchen, die betreffs der Verdauung bei den Actinien gemacht worden sind, schliessen, »dass ein Verdauungsekret in irgend erheblicher Menge in den *Gastralraum* weder von den Mesenterialfilamenten noch überhaupt vom Entoderm ausgeschieden wird» (BIEDERMANN 1911, S. 473). Vielleicht kann das Sekret, welches von den erwähnten Mesenterialdrüsen abgesondert wird, dieselbe agglutinierende und zusammenbindende Bedeutung haben wie das Körnerkolbensekret bei den Turbellarien. Hierfür spricht, dass die Mesenterialfilamente, die während der Verdauung ein dichtes Netz von Fasern um das Beuteobjekt bilden, an diesem mit grosser Stärke festhalten. »Verfüttert man an Actinien Sardinenstücke, so findet man deren Reste am anderen Tage an den Mesenterialfilamenten festhaftend vor. Man kann die Fäden mit ihrer Beute heraus schneiden, konservieren, einbetten, ohne dass beide Gebilde sich trennen» (JORDAN 1907). Möglicherweise würde dieses Drüsensekret ausserdem dieselbe Rolle wie der Schleim in dem Pharyngealdrüsensekret bei *Stenostomum* spielen können, wenn es gilt Fermentwirkungen auf die Nahrungsobjekte zu überführen und zu konzentrieren (vgl. auch JORDAN 1913, S. 643). Denn tatsächlich müssen wir wohl, betreffs den Actinien, das Vorkommen eines extrazellulär wirkenden Verdauungsekrets voraussetzen, wenn auch deren Wirkungsgebiet streng an die Kontaktflächen zwischen den Mesenterialfilamenten und den Beuteobjekten gebunden zu sein scheint. Es wäre ja unleugbar eine gewisse Verschwendung, wenn dieses verdauende Sekret direkt in den mit Wasser gefüllten Gastral-Raum ausgeschieden werden würde (vergl. *Stenostomum*).

Die von den Beuteobjekten auf diese Weise gewonnenen Nahrungspartikelchen werden bei den Actinien direkt in das verdauende Mesenterialepithel aufgenommen (mit Ausnahme der Zellen in den Drüsen- und Flimmerstreifen), dessen Zellen wie bei den meisten Turbellarien sich durch »ihre amöboide Beweglichkeit und die Fähigkeit, sich zu einer Art von Plasmodium zu vereinigen, welches die Beutetiere allseitig umfließt» (BIEDERMANN l. c., S. 478) auszeichnen.

Es liegt nahe an die analogen Verhältnisse bei den Tricladen zu denken. Die Nahrungsspaltung geht, wie ich gezeigt habe, auch bei diesen nur in direkter Be-

rührung mit dem verdauenden Plasma von statten. In beiden Fällen fehlen extraplasmatische (extrazelluläre) in das Darmlumen abgesonderte Enzyme.

Die intrazelluläre oder intraplasmatische Verdauung scheint jedoch bei den Actinien in einem Tempo vor sich zu gehen, das mehr an die Verhältnisse bei den Rhabdocölen als bei den Tricladen erinnert. Tatsächlich konnte MESNIL (1901) im Extrakt aus den Mesenterialfilamenten bei *Anemonia sulcata* und *Adamsia Rondeletii* das Vorkommen einer »Actinoprotease« nachweisen, deren Wirkung ziemlich unabhängig von der schwach sauren Reaktion der Darmvakuole zu sein scheint. Ein Gramm Fibrin löst sich bei 36° C. binnen 24 Stunden in einem kbcem 0,1 % Extrakt. Doch scheint die Lösung der Eiweissubstanz von der Art dieser Substanzen recht abhängig zu sein (Krebsmuskeln lösten sich 4 mal so schnell wie Vertebratenmuskeln). Auch eine Fettspaltung (durch »Actinolipase«) konnte konstatiert werden, obwohl mit Sicherheit nur bei Anwendung von Monobutyryn.

Mehr zweifelhaft scheint es dagegen zu sein, ob ein direkter Vergleich zwischen der Verdauungsphysiologie bei den Turbellarien und den übrigen Plathelminthen angestellt werden kann, besonders da diese letzteren spezialisierte Parasiten sind. Hierzu kommt, dass diese in fraglicher Hinsicht verhältnismässig wenig untersucht sind. Die *Cestoden* haben ja gar keinen Darm. Ein Wasserextrakt von zerdrückten und mit Alkohol oder Alkohol-Aether fettextrahierten Taenien, zeigte sich, laut FREDERICQ (1878) vollständig inaktiv. Dagegen fand KOBERT (1903) stark fibrinverdauende Fermenteigenschaften beim Hundbandwurm, *Echinorhynchus* und *Distomum hepaticum* (sogar bei Formalinexemplaren von den letzteren bewahrt) und ABDERHALDEN (1911) konstatierte reichliche Tyrosinbildung um zerstückte Bandwürmer, welche in einer 25-%-igen Seidenpeptonlösung bei 37° gehalten wurden. Diese Resultate zeigen, dass die proteolytischen Fermente überall in den Geweben der Tiere gebildet werden. Die Verdauungsfermente bei z. B. einem *Distomum* kommen, wie wir daraus schliessen können, nicht nur im Darm vor, ja, es ist nicht einmal sicher, dass sie dort in grösseren Mengen als in anderen Teilen des Tierkörpers gebildet werden.

Dass der Darm manchmal tatsächlich eher den Charakter eines Verwahrungsraumes als eines Verdauungsorganes in eigentlicher Meinung haben kann, zeigen uns die interessanten Verhältnisse bei dem Blutegel. Es ist bekannt, dass das in den Darm des Blutegels aufgenommene Blut sich frisch und fliessend erhält dank der antikoagulierenden und wahrscheinlich auch bakteriziden Eigenschaften des Speicheldrüsensekrets.

Nicht genug hiermit! Die chemische Untersuchung des im Darm aufbewahrten Blutes zeigt, »dass der gesamte Farbstoff noch an koagulierbares Eiweiss gebunden ist, dass trotz eines Aufenthaltes von z. B. 2—4 Monaten in einem 'Verdauungs'-Organ die grössere Menge des Eiweisses nicht abgebaut ist« (PÜTTER 1907—08). Die Veränderungen im Blute beschränken sich hauptsächlich darauf, dass das Blut eine dunklere schwarzrote Farbe annimmt, welches auf der Reduktion des Blutfarbstoffes beruht, sowie darauf, dass das Blut eine stark konzentrierte, beinahe sirupartige Konsistenz bekommt. Auch die Blutkörper selbst bewahren sehr lange

ihr Aussehen. Erst nach mehreren Monaten beobachtet man zahlreiche entfärbte, mehr oder weniger geschwollene Blutkörper; dazu diffundiert das Hämoglobin hinaus und bildet hier und da Kristallisationsprodukte. Auch die Muskelfasern, welche sich in dem Darminhalt befinden können, bewahren ihr Aussehen nach Monaten (s. BIEDERMANN) unverändert.

Ein Vergleich der Verdauungsverhältnisse bei den Tricladen und dem Blutegel liegt sehr nahe. Schon die Divertikelbildung des Darmes ist ja ein äusserer Berührungspunkt zwischen einem Tricladen und einem Blutegel. In beiden Fällen geht die Verdauung sehr langsam vor sich. Werden die Tiere mit Blut gefüttert, so tritt zwar eine Reduktion des Blutfarbstoffes (Blutegel) oder dessen Übergang in stabilere O.-Häm.-Verbindungen (Tricladen) ein, aber keine mehr tiefgreifende Zerteilung weder von diesem oder von dem Stroma der Blutkörper. Das Hämoglobin kann hinausdiffundieren und Krystalle bilden. Der langsamen Nahrungszerteilung entspricht in beiden Fällen eine besonders ausgeprägte Hungerresistenz, bei dem Blutegel (laut SPIESS, s. BIEDERMANN) 2¹/₂ Jahr. Eine Verschiedenheit ist ja wieder, dass die Darmzellen beim Blutegel nicht die Fähigkeit zu haben scheinen feste Nahrungskörper aufzunehmen. Dagegen finden wir bei anderen Egel, dass der hintere Teil des Darmkanals, der eigentliche Darm, aus Zellen mit phagocytären Eigenschaften besteht, welche Karmin und andere feste Partikel aufnehmen können. Etwas Näheres über die intrazelluläre Verdauung in diesem Teil des Darmkanals ist jedoch nicht bekannt.

JORDAN (1913) ist geneigt den verzweigten Darmtypus bei niederen Evertebraten in Zusammenhang mit dem wachsenden Körpervolumen und der Abwesenheit eines kompensierenden Blutgefässsystems zu setzen. Der im allgemeinen geringe Nahrungsbedarf und die grosse Hungerresistenz bei hierher gehörenden Formen macht jedoch eine solche Erklärungsweise weniger annehmbar. Auch bei Formen mit entwickeltem Blutgefässsystem, kommen ja übrigens solche Divertikelbildungen nicht selten vor (vergl. die Nemertinen, *Aphrodite*, Aeoliden, »Mitteldarmsdrüsen« bei Schnecken, Muscheln, Crustacéen u. s. w.), wenn sie auch manchmal, wie bei *Aphrodite*, speziellen Zwecken dienen können. Verhältnisse, wie wir sie bei den Egel und Tricladen antreffen, machen es eher wahrscheinlich, dass die Darmverzweigung, wenigstens bei diesen Formen, im Zusammenhang mit ihrem Bedarf steht grössere Mengen von Nahrungsstoffen als Reservevorrat abzulagern, wenn etwa ungünstige Nahrungsverhältnisse eintreten sollten. Als Blutsauger oder Raubtiere sind sie oft der Gefahr ausgesetzt kürzere oder längere Hungerperioden durchzumachen. Die Vergrösserung der Oberfläche des Darmepithels ermöglicht ausserdem ein vollständigeres Entfernen der in umgebenden Geweben gebildeten Exkretionsprodukte (vergl. Teil II).

ZWEITER THEIL

DIE EXKRETION

1. Geschichtlicher Überblick.

Nachdem VAN BENEDEEN (1850) und GEGENBAUR (1852) festgestellt hatten, dass das Wassergefässsystem¹ der Plathelminthen nicht, wie man früher glaubte, irgendein Respirationsorgan sei, sondern wahrscheinlich mit der Exkretion zu tun habe, hat man sich im allgemeinen damit begnügt dieses Organsystem als Ableitungsweg für die gebildeten Abfallsprodukte zu betrachten, ohne experimentelle Untersuchungen anzustellen. Die Erklärung hierfür liegt wohl darin, dass man sich bei diesen Tieren nicht der gleichen Untersuchungsmethoden (Injektionen, chemische Analyse des Exkretinhalts der Emunktorien² u. s. w.) bedienen kann, wie sie gewöhnlich für andere Tierformen angewendet werden.

Ein Versuch, die Exkretion bei hierhergehörigen Formen mit Hilfe von Farbstoffen zu studieren, wurde jedoch schon frühzeitig von KOWALEVSKY (1889) gemacht. Er fütterte einen Hund mit Leberstücken, welche *Echinococcus* enthielten, und gab ihm dann drei Monate lang Ammoniakkarmin in der Nahrung. Bei den entwickelten Tänien war »das Wassergefässsystem ... ziemlich rot gefärbt; besonders rot waren die grösseren seitlichen Stämme« (S. 128). Leider bekommen wir nicht zu wissen, ob die Farbe auf dieses Organsystem beschränkt war.

Später hat WILLEM (1910) sich einer ähnlichen Versuchsmethode bedient, um die Exkretion bei Trematoden zu untersuchen. Er liess die Versuchstiere (*Distomum clavigerum* RUD.) in Froschblut liegen, dem er Ammoniakkarmin, Methylenblau u. a. Farbstoffe zugesetzt hatte, welche auf diese Weise von den Tieren mit der Nahrung aufgenommen wurden. Nur mit Ammoniakkarmin erhielt er einige Färbungsergebnisse. Die Wassergefässskonglomerate erwiesen sich als rosagefärbt, auch der flüssige Inhalt in den Kanälen und der Blase nahm einen deutlich rötlichen Farbenton an; »mais les conditions dans lesquelles on doit observer ces phénomènes et les reflux de liquide qui résultent des compressions extérieures, ... ne permettent pas de reconnaître de manière certaine quelles sont les régions les plus actives« ... (S. 15).

¹ Ich werde im folgenden ausschliesslich diesen Namen des betr. Organes benutzen. Die anderen üblichen Bezeichnungen, wie Exkretionsorgan und Protonephridium, setzen schon eine ganz bestimmte Funktion für dieses Organ voraus, dessen Physiologie ich eben eine möglichst voraussetzungsfreie Untersuchung widmen wollte.

² Über den Emunktorium-Begriff s. BURIAN (1910), S. 257—58.

Was die Turbellarien betrifft, so besitzen wir nur eine experimentelle Untersuchung von LÖHNER (1911), der den Exkretionsprozess bei Acölen studiert hat. Da diese Formen kein Wassergefässsystem besitzen, so muss man hier einen anderen Exkretionsmechanismus voraussetzen. LÖHNER bediente sich schwacher Neutralrotlösungen in Seewasser und liess die Versuchstiere — hauptsächlich *Convoluta pelagica* (LÖHNER und MICOL.) — darin einige Zeit ($1\frac{1}{2}$ —2 St.) verweilen. Dann wurden die Tiere in reines Wasser überführt und zu verschiedenen Zeitpunkten untersucht. Er fand, dass die Tiere erst gleichförmig lichtrot gefärbt werden. Darauf konzentriert sich der Farbstoff auf die zentralen Teile (das verdauende Syncytium) und wird ausgestossen, wahrscheinlich durch den Mund.

Die *experimentellen* Untersuchungen über die Exkretion haben somit keine sichere Auskunft über die exkretorische Funktion des Wassergefässsystems ergeben. In der letzten Zusammenstellung von BURIAN (1913) wird jedoch dieses Organ als Exkretionsorgan par préférence dargestellt und zwar wird die exkretsammelnde Tätigkeit hauptsächlich in die Terminalzellen (Wimperzellen) verlegt. Diese Darstellung gründet sich darauf, dass das Wassergefässsystem bei einer Anzahl von Formen (speziell Trematoden) oft Massen von festen Konkrementen enthält, dass man in gewissen Fällen auch tropfenförmige oder körnige Einschlüsse in den Terminalzellen und Wänden der Wassergefässkanäle gefunden hat und dass bisweilen ein Körnertransport von den Parenchymzellen zu den Terminalzellen beschrieben wurde. — Man kann indessen eine weitere Funktion des Wassergefässsystems voraussetzen: ... »dass dem emunktoriellen Apparate der Plathelminthen und Rotatorien gleich dem der Süsswasserprotozoen die wichtige Nebenaufgabe zufallen dürfte, einem Einstrom vom Wasser in den Körper durch kompensierende Wasserabgabe das Gleichgewicht zu halten« (l. c. S. 427; vgl. auch S. 327).

Von verhältnismässig untergeordneter Bedeutung sind nach BURIAN einige andere Exkretionsarten.

Feste Exkretionsprodukte können z. B. aufgelagert werden oder, wie das Parenchympigment der Rhabdo- und Allöocölen, einer allgemeinen Oberflächenexkretion unterworfen sein, vor allem durch die sogen. wasserklaren Räume (vgl. T. I, Fig. 3, W.R.; Textfig. 11 e) in dem äusseren Körperepithel.

Bei Formen ohne »Emunktorien« (Wassergefässsysteme), wie bei den Acölen und bei gewissen parasitisch lebenden Rhabdocölen gehen die Abfallsprodukte mit dem Defäkationsmaterial durch den Mund ab.

Schliesslich hat man bei den mit Algen versehenen Turbellarien Beispiele für eine »photosynthetische Rückverwandlung von Exkretsubstanzen in Nährstoffe« (S. 427).

So weit BURIAN. In der Tat stehen beinahe alle diese Sätze, was ihre experimentelle Grundlage betrifft, auf so schwachen Füßen, dass es das Richtigeste ist nichts als sicher bewiesen vorauszusetzen, wenn es sich um die Exkretionsverhältnisse bei den Turbellarien oder überhaupt bei den Plathelminthen handelt.

II. Untersuchungsmethoden.

Die Untersuchungen gründen sich vornehmlich auf zwei Methoden:

1) Vitalfärbungen mit Neutralrot, Methylenblau, Brillantkresylblau, Alizarin u. a. Farbstoffen.

2) Vergleich der auf diese Weise gewonnenen Resultate mit Beobachtungen über die Exkretionsprodukte bei den untersuchten Formen.

Untersuchungen an Schnitten wurden nur zur Kontrolle gewisser Beobachtungen an lebenden Tieren ausgeführt. Einiges Male war es notwendig, das vitale Färbungsbild am Schnitt zu kontrollieren. Leider ist es gegenwärtig nur das Methylenblau, welches sich fixieren lässt¹. Die gewöhnliche BETHE-Methode [(Ammoniumpikrat-) Ammoniummolybdat-Osmiumsäure mit verschiedenen Modifikationen] ergibt wohl oft eine ausgezeichnete Methylenblaufixierung, lässt aber hinsichtlich der histologischen Details viel zu wünschen übrig. Ich habe gefunden, dass eine kurze Vorfixierung mit irgendeiner Sublimatlösung (am besten GILSON's Mischung²) der letzteren Ungelegenheit abhilft.

Die Methode gestaltet sich nach dieser Modifikation folgendermassen:

1) Fixierung 1 bis 10 Min. (je nach der Grösse) in GILSON's Mischung (kalt); die Tiere werden darnach flüchtig mit Löschpapier getrocknet (grössere Formen) oder direkt in

2) 5—8 %iges Ammoniummolybdat (wechseln!) für einige Stunden überführt (am besten in der Kälte).

3) flüchtiges Abspülen mit Wasser;

4) 96 %iger Alkohol 5—15 Minuten;

5) absol. Alk. $\frac{1}{2}$ —1 Stunde (wechseln!);

6) Xylol, Paraffin u. s. w.;

Der Farbstoff wird ebensogut fixiert wie mit der reinen BETHE-Methode; eine Lösung des Farbstoffes bei der Vorfixierung habe ich nicht beobachtet; ausserdem erspart man die teure Osmiumsäure. Auch in histologischer Hinsicht stehen die

¹ Es ist mir nicht gelungen die Neutralrotfarbe mit Sublimat zu fixieren, wie es VONVILLER u. SKRAUB für Protozoen anwandten (s. BÖHM u. OPPEL: Taschenbuch d. mikroskop. Technik). Kürzlich fand ich aber eine Methode von GOLOVINE (GOLOVINE, E., Sur le fixage du Neutralroth. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd 19, 1902), die vielleicht bessere Resultate ergeben kann.

² Diese Fixierungsflüssigkeit (siehe BÖHM u. OPPEL) ergibt nach meiner Erfahrung ausserordentlich gute und sichere Fixierungsergebnisse. Die Tiere strecken sich aus und behalten auch sonst ihr natürliches Aussehen wohl bei, weit besser als bei Anwendung von reiner Sublimatlösung oder von Sublimat-Eisessig.

Präparate kaum solchen nach, die mit reiner GILSON-Fixierung erhalten wurden (vergl. Photo. T. I, Fig. 9). Zur Kernfärbung der Schnitte habe ich mit Vorteil Saffranin (00 GRÜBLER) verwendet (nur $\frac{1}{2}$ —1 Min. Färbungsdauer!).

Wie bekannt spielen Injektionen eine grosse Rolle als Hilfsmittel bei exkretionsphysiologischen Untersuchungen. Es sind vor allem Ammoniak- und Indigokarminlösungen, die dabei angewendet zu werden pflegen. Die Injektionsmethode kann indessen aus leicht einzusehenden Gründen bei Turbellarien nicht in Frage kommen. Eine Farbaufnahme nach einem längeren Verweilen der Tiere in einer Farblösung kann ebenfalls nicht beobachtet werden. Nur Vitalfarbstoffe wie Neutralrot, Methylenblau u. a. vermögen die Körper- und Darmwände zu durchdringen.

Die Vitalfärbungsmethode wurde früher von LÖHNER (l. c.) angewendet (vgl. das Vorhergehende). Ich habe mich bei meinen Untersuchungen dieser Methode in ähnlicher Weise bedient wie er. Um hinreichend deutliche Methylenblaufärbungen zu erhalten, erwies es sich oft als vorteilhaft die Tiere mit Wurmstücken, Schneckenleber u. dgl. zu füttern, die mit starker Methylenblaulösung (1 : 100) gefärbt und mit reinem Wasser abgespült worden waren.

Wenn man die Vitalfärbungsmethode zu Untersuchungen über eine in exkretionsphysiologischer Hinsicht so vollständig unerforschte Tiergruppe wie die Turbellarien verwenden will, muss man sich erst klar zu machen suchen, welche Resultate diese Methode bei der Anwendung an Tierformen gibt, deren Exkretionsphysiologie leidlich gut klargelegt ist. Wenn die Methode überhaupt für exkretionsphysiologische Studien anwendbar sein soll, so muss sich dabei ergeben, dass diejenigen Organe, welche normalerweise bei diesen Tieren Exkretstoffe sezernieren, auch bei der Exkretion von Farbstoffen wirksam sind.

Es erhebt sich also zunächst die Frage: Wie verhalten sich die wohl bekannten Ausscheidungsorgane zu den Vitalfarbstoffen?

Was zunächst die Nieren bei den Vertebraten anbelangt, so weiss man, dass sie Vitalfarbstoffe, die ins Blut oder in die Lymphe injiziert wurden, aufnehmen und ausscheiden. So haben z. B. HÖBER und KÖNIGSBERG (1905) Lösungen von Neutralrot, Methylenblau, Bismarkbraun und Toluidinblau* in den Rückenlymphsack von *Rana temporaria* injiziert und gefunden, dass die Farbstoffe nach 20—24 Stunden in Vakuolen, besonders in der 2. Schlinge (Tubulus contortus II) angesammelt waren, während die Kapseln ungefärbt, die Glomeruli nur schwach gefärbt waren. Sie fanden auch Farbausscheidungen in die Kanäle, einerseits in Form von Tropfen derselben Art wie in den Epithelzellen der entsprechenden Partie, andererseits in Form von grösseren, das Lumen erfüllenden Klumpen, welche durch Aggregation der erstgenannten, kleineren Tropfen entstanden waren.

Auch bei den Evertebraten scheinen die Organe, welche normalerweise die Exkretion besorgen, an der Exkretion von Farbstoffen wirksamen Anteil zu nehmen.

Die Insekten scheiden z. B. Methylenblau durch die Zellen in den MALPIGHI-schen Anhängen des Darms ab. So beobachtete PANTEL (1898) nach Vitalfärbung von *Thrixion halidayanum* die Bildung von grünen Körpern in den MALPIGHISCHEN Zellen. Diese Körper scheinen den sonst ungefärbten Kalkkörpern zu entsprechen, welche normaliter in den betr. Zellen vorkommen. PANTEL fand, dass sie später ins Lumen ausgestossen werden.

Was die Mollusken betrifft, so besitzen wir zahlreiche Angaben darüber, dass injizierte Vitalfarbstoffe durch die Nieren ausgeschieden werden. COHNHEIM (1912) hat Untersuchungen an Heteropoden angestellt und u. a. Neutralrot, Nilblausulfat und Alizarin verwendet. Er fand, dass sich zuerst das sogen. schwammige Organ kräftig färbte (schon 1 Min. nach der Injektion); dann färbte sich die kontraktile Blase und zum Schlusse der Ausführungsgang. Was die Pulmonaten betrifft, so haben KOWALEVSKY (1889) und CUÉNOT (1892) konstatiert, dass eine Farbstoffausfällung auf den Konkrementen in den Vakuolen der Nephridialzellen stattfindet. Bei seinen Versuchen hat der letztere Forscher nicht bloss Indigokarmin und Ammoniakkarmin, sondern u. a. auch Bismarkbraun und Methylenblau verwendet. Nach BRUNTZ und SPILLMANN (zit. n. BURIAN S. 581) soll bei *Helix* und *Limax* gelöstes Ammoniakkarmin und Methylenblau gesammelt und den typisch exkretorischen Organen zugeführt werden. Was das Methylenblau anbelangt, so soll dieses in Form von Körnern von den Amöbozyten aufgenommen werden. In kleinen Mengen injiziert wird es ganz und gar durch die Nephridien ausgeschieden; bei grösserer Konzentration werden alle möglichen Organe und Zellen gefärbt (CUÉNOT l. c.).

Auch bei den Anneliden dient das Nephridium als Emunitorium für aufgenommene Farbstoffe. So fand CUÉNOT (1898) nach Injektion von Methylenblau und Vesuvium (Bismarkbraun) in die Leibeshöhle von *Lumbricus*, dass die Farbstoffe von der Chloragogenbekleidung des Darms aufgenommen werden. Teile der Chloragogenzellen werden nach und nach abgeschnürt und von Phagozyten in die Leibeshöhle aufgenommen, welche sie digerieren und die ungelösten Reste verschiedenen Partien des Körpers, u. a. den Nephridien zuführen. Bei *Tubifex* fand er dagegen, dass sich die Nephridien nicht färben, dass dagegen eine grosse Zahl anderer Organe, speziell die Borstensäcke, sich intensiv färben. CUÉNOT stellt daher *Tubifex* in Gegensatz zu *Lumbricus*. Bei dem letzteren wird das Exkretmaterial hauptsächlich durch die Nephridien abgeführt, bei dem ersteren dagegen nur durch die Haut.

Da die Versuchsergebnisse CUÉNOT's bei *Tubifex* mir etwas unerwartet erschienen, habe ich sie durch eigene Untersuchungen kontrolliert. Statt die Tiere einfach in einer Farblösung liegen zu lassen, wie CUÉNOT es tat, liess ich sie Schlamm fressen, der früher mit Neutralrot gefärbt worden war. Als ich die Tiere nach ca. 2 Wochen untersuchte, zeigte es sich, dass *die Nephridien längs einer Strecke, die ungefähr das mittlere Drittel der Länge des Tieres umfasste, stark rot gefärbt waren*. Exemplare, welche in reinen Schlamm überführt wurden, erwiesen sich bei einer Untersuchung eine Woche später als entfärbt. — Die Versuche zeigen, dass Farbstoffe auch bei *Tubifex* durch die Nephridien entfernt werden.

Bei *Stylaria* und *Nais* (sp. *elinguis*) zeigen die Nephridien nach meinen Untersuchungen eine ebenso starke Neigung Vitalfarbstoffe aufzunehmen. Wenn man die Tiere einige Stunden in einer kaum merklich gefärbten Neutralrotlösung verweilen lässt, so findet man in den postseptalen Teilen der Nephridien eine Masse roter Tropfen und Körner eingelagert. Diese treten nur in der weiteren Postseptalpartie auf, welche dem Septum zunächst liegt, in deren dicker Plasmawand man schon bei ungefärbten Tieren eine grosse Zahl von Tropfen und blassen, gelblichen oder grünlichen lichtbrechenden Körnern eingelagert findet, was darauf hindeutet, dass die betreffende Partie durch eine besondere exkretorische Funktion ausgezeichnet ist. — Auch die Chloragogenzellen, die Amöbozyten und die Borstensäcke zeigen eine mehr oder weniger starke, granuläre oder tropfenförmige Färbung. Werden die Tiere in reines Wasser überführt, so verschwindet die Färbung gewöhnlich nach einigen Tagen.

Ebenso schöne und ausgeprägte Nephridialfärbungen habe ich bei *Lumbricus* und *Arenicola* erhalten. Die Tiere bekamen entweder mit Neutralrot oder mit Methylenblau gefärbte Erde zu fressen oder es wurden die gelösten Farbstoffe in die Leibeshöhle injiziert. Besonders Methylenblau ergab ausserordentlich schöne granuläre Nephridialfärbungen. Oft zeichneten sich die Kanäle an dem eröffneten Tiere als tiefblaue Striche ab. Auch das Neutralrot ergab kräftige Nephridialfärbungen, obgleich gewöhnlich auch eine grosse Zahl anderer Organe mehr oder weniger stark mitgefärbt wurde (besonders Darmwand und Chloragogen). Neutralrottiere, die in reine Erde überführt wurden, waren im allgemeinen nach ca. 3 Wochen entfärbt. Bei den Versuchen CUÉNOT's dauerte der Entfärbungsprozess bedeutend längere Zeit (ung. 3 Monate), wobei jedoch zu merken ist, dass CUÉNOT sich des Vesuvins bediente.

Das Angeführte dürfte hinreichend sein um zu zeigen, dass Vitalfärbungen, wenn sie in geeigneter Weise angewendet werden, mit grossem Vorteil als ein Mittel dienen können, die normalen Exkretionsverhältnisse zu studieren. Es könnte hinzugefügt werden, dass auch bei den Nematoden ein Farbtransport durch die normalen Emunktorien — also in erster Linie durch die Seitenkanäle — vorkommt. GOLOWIN (zit. n. GOLDSCHMIDT 1906) injizierte in die Leibeshöhle von *Ascaris megalocephala* ein leicht in Neutralrot übergehendes Diaminophenazinderivat; als eine Folge davon fand er, dass eine intensiv violett gefärbte Flüssigkeit aus der gemeinsamen Mündung der beiden Seitenkanäle herausgepresst wurde. Auch ich beobachtete nach Vitalfärbung einer 4—5 cm. langen *Ascaris*art aus dem Darne des Hechts (*Esox lucius*) mit Neutralrot an der Seite jedes der beiden Exkretionsgefässe einen stark rot gefärbten Streifen. Die Färbung wurde durch kleine rote Tropfen erzeugt, welche hier und da dichter angesammelt waren, wodurch der Streifen ziemlich regelmässig (beinahe metamer) verdickt erschien. In guter Übereinstimmung hiermit steht es, dass METALNIKOFF (vgl. BURIAN 1913, S. 412) nach Injektion von Ammoniakkarmin in die Leibeshöhle von *Ascaris megalocephala* stark rot gefärbte Vakuolen und Tropfen an der Seite jedes der beiden Exkretionskanäle beobachtete.

III. Spezieller Teil.

A. Die Exkretion bei den Tricladen.

1. Die vitale Färbung und ihre Beziehungen zu den dissimilatorischen Prozessen.

Zu den Untersuchungen wurden sowohl junge als auch ältere Individuen von *Dendrocoelum lacteum* verwendet. Besonders die jungen erwiesen sich als geeignete Versuchsobjekte, da bei ihnen die Exkretionsprozesse mit grösserer Geschwindigkeit vor sich gehen als bei erwachsenen Individuen. Ferner sind sie leichter in toto zu untersuchen und vertragen den starken Deckglasdruck besser, den man oft anwenden muss.

In einer schwachen Neutralrotlösung nehmen die Tiere sehr rasch einen diffus lichtroten Farbenton an. Irgendwelche speziell gefärbte Partikel kann man dabei auch mit Hilfe von starken Vergrößerungen nicht unterscheiden. Gewöhnlich färbt sich das Vorderende zuerst und stärker als die übrigen Körperpartien, wie dies auch LÖHNER (1911) bei den Acölen gefunden hat. Ferner pflegen die peripheren Teile während dieser Zeit einen etwas stärker hervortretenden roten Farbenton zu zeigen als die zentralen. Es dringt daher der Farbstoff wahrscheinlich hauptsächlich durch das Epithel und nur in geringerem Ausmasse durch die Darmwand ein. Schon nach etwa einer Stunde — oder bei Anwendung einer stärkeren Farbkonzentration früher — findet man, dass gewisse Elemente erst schwach, dann immer mehr distinkt hervorzutreten beginnen und sich durch ihren stärkeren Farbenton von der Umgebung unterscheiden. Dabei beobachtet man die gleiche Reihenfolge wie bei der diffusen Färbung, d. h. die distinkt gefärbten Elemente treten zuerst in den peripheren Teilen — im Epithel und in dem unmittelbar unter diesem gelegenen Parenchym auf. Die Färbung schreitet darauf rasch fort. Im Darm zeigen sich intensiv gefärbte Elemente. Nach 6—12 Stunden treten in der Regel alle Elemente hervor, welche überhaupt Farbe annehmen. Wird die Färbungsprozedur länger fortgesetzt, so wird allerdings noch mehr Farbstoff aufgenommen und die Tiere werden dadurch noch kräftiger rot, aber man findet, dass dies nur auf einer vermehrten diffusen Färbung sowie auf einer Ablagerung und Ausfällung von Farbstoff in den schon früher tingierten Elementen beruht. Bei Anwendung von sehr starken Farblösungen kann man es allerdings erreichen, dass sich so gut wie alle

Organe färben, aber dabei wirken offenbar pathologische Prozesse mit, welche durch die Überschwemmung mit Farbstoff hervorgerufen werden und den Tod der Tiere zur Folge haben können.

Normalerweise findet man folgendes vitale Färbungsbild (T. II, Fig. 6). Im *Epithel* treten kleine Neutralrotkörner von höchstens 2 bis 3 μ Durchmesser auf, die verstreut zwischen den ungefärbten Rhabditen liegen. Sie sind in dem Epithel der Dorsalseite, vor allem an dem vorderen Rande reichlich vorhanden, welcher dadurch als die am intensivsten gefärbte Körperpartie hervortritt. Dagegen kommen sie an der Unterseite, die immer lichter ist als die Oberseite, bedeutend spärlicher vor. Es erscheint daher nicht sehr wahrscheinlich, dass die Neutralrotkörner gefärbte Drüsengranula repräsentieren. Im übrigen färbt sich weder das Sekret in den grossen, an der Bauchseite ausmündenden Körperdrüsen noch in den dem Pharynx angehörigen Drüsenzellen oder in ihren Ausführungsgängen. Noch weniger kann angenommen werden, dass die Neutralrotkörner irgendwelchen Nervenendigungen entsprechen, wie BÖHMIG (1890, S. 270) ähnliche von ihm gefundene Methylenblaugranula im Epithel zweier allöocölen Formen erklärt. Gegen diese Deutung BÖHMIG's kann angeführt werden: 1) dass das Methylenblau das Nervensystem der Turbellarien nicht färbt; 2) dass die Granulafärbung mit Farbstoffen, die nicht die Eigenschaft haben Nervengewebe zu färben (Neutralrot, Brillantkresylblau u. s. w.) noch intensiver hervortritt; 3) dass diese Körner bei gewissen Formen in grossen Mengen vorhanden sind, während sie bei anderen ganz und gar zu fehlen scheinen. — Wir müssen uns daher damit begnügen sie als Epithelgranula von unsicherer Bedeutung zu betrachten.

Im *Darm* wird besonders der Inhalt der Nahrungsvakuolen stark gefärbt (vgl. Teil I).

In den *Geschlechtsorganen* färben sich Samenblasen, Ovarien und Uterusschaft, bei stärkerer Konzentration auch die Dotterstöcke. — An den Seiten der Pharyngealtasche zeigen sich bei geschlechtsreifen Individuen mehr oder weniger stark rote bis rotviolette Stränge, welche den von Spermien erfüllten unteren Teilen der Vasa deferentia (den sogen. falschen Samenblasen) entsprechen. — In den Ovarien treten häufig — gewöhnlich jedoch erst nachdem die Tiere nach der Färbung einige Zeit (eine oder die andere Woche) in reinem Wasser gehalten wurden — rote Massen von unbekannter Bedeutung hervor; man sieht daher die Ovarien als zwei rote Flecke im Vorderende hervorleuchten. — Hinter der Pharyngealtasche findet man einen medial zum Geschlechtsatrium verlaufenden, oft stark rotviolett gefärbten Strang, der kaum einem anderen Gebilde als dem »Uterus« (Uterusschaft) entsprechen kann.

Im *Parenchym* kommt eine Menge grösserer und kleinerer, runder oder etwas langgestreckter, mit Flüssigkeit gefüllter Blasen oder Tropfen vor (Textf. 8 b, d; T. II, Fig. 7, 8). Einige dieser Tropfen können einen Durchmesser von 20—30 μ erreichen; andererseits erscheinen die kleinsten auch bei starken Vergrösserungen nur als

kleine rote Punkte, die im Parenchym staubfeyn verteilt sind (auf den Zeichnungen nicht eingetragen).

Es sind diese Blasen, welche vor allem das Farbenbild dominieren. Ebenso wechselnd wie ihre Grösse ist ihre Farbenstärke und ihr Inhalt. In den schwächer gefärbten Tropfen findet man oft feste Farbausfällungen von wechselndem Aussehen, von kleinen, kantigen Körnern bis zu nadelförmigen Kristallaggregaten. Oft ist die Blase entsprechend der Längsachse eines eingeschlossenen Kristallbündels in

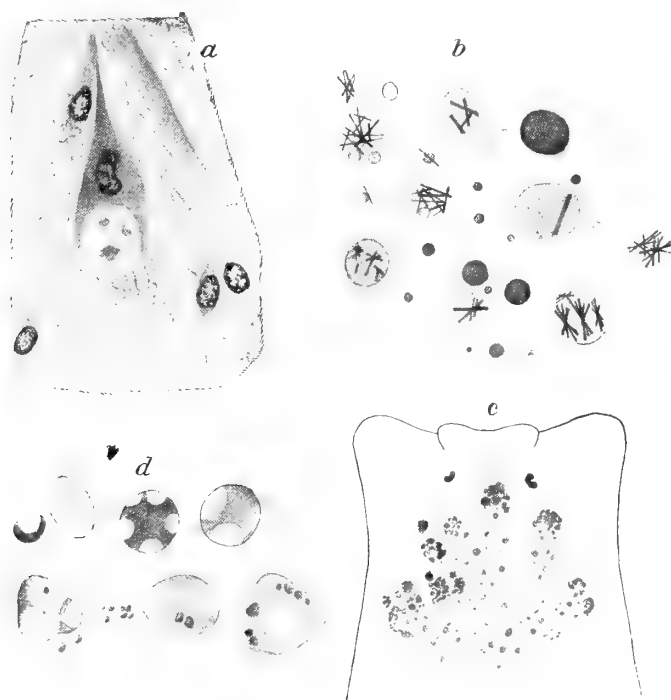


Fig. 8.

a—c Dendrocoelum lacteum. *a* Drüsenzelle aus dem Parenchym (obs! die Vakuole) ^{660/1}. — *b.* Farbblasen und -Kristalle aus dem Parenchym nach vitaler Färbung (Neutralrot). — *c.* Farbige Massen im Darm nach vitaler Methylenblaufärbung (nur einige grössere Farbenblasen des Parenchyms sind eingezeichnet). — *d.* *Uteriporus vulgaris.* Farbige Elemente (Drüsenzellen?) aus dem Parenchym nach vitaler Neutralrotfärbung.

die Länge gezogen. Bisweilen erstreckt sich das Kristallbündel ein Stück weit über die Peripherie der Blase hinaus oder auch liegt es neben der Blase. Auch die intensiver gefärbten roten Tropfen enthalten oft ein oder mehrere noch stärker gefärbte kleine Körner, offenbar Zeichen einer beginnenden Farbausfällung. Sehr oft, besonders bei wohl genährten Individuen, trifft man gefärbte Blasen an, die einen oder mehrere Fetttropfen von wechselnder Grösse enthalten. Diese Fetttropfen selbst können vollkommen ungefärbt sein; sie treten dann — auch infolge ihres Lichtbrechungsvermögens — sehr deutlich hervor. Oder sie können auch mehr oder weniger stark gefärbt sein, oft mit einem rotvioletten Farbenton, und unter-

scheiden sich dann weniger deutlich von der ebenfalls gefärbten Flüssigkeit. Dies spricht, wie ich glaube, stark für die Annahme, dass die Entstehung der gefärbten Blasen mit assimilatorischen oder dissimilatorischen Prozessen im Parenchym im Zusammenhang steht. Es ist natürlich unmöglich, in jedem besonderen Falle zu entscheiden, ob eine gefärbte Blase dem Beginne einer Fettdeposition (also einem Assimilationsprozess) oder umgekehrt einem Spaltungsstadium eines Fetttropfens (also einem Dissimilationsprozess) entspricht. Besonders die kleinsten, staubfeinen, gefärbten Tropfen könnte man in der erstgenannten Weise deuten. Was dagegen die grösseren, oft besonders intensiv gefärbten Tropfen betrifft, so haben sie dagegen sicherlich ihre Entstehung hauptsächlich *dissimilatorischen* Prozessen zu danken. Darauf deutet auch der Umstand hin, dass eine grosse Zahl derartiger grosser Blasen nach Vitalfärbung hervortritt, wenn man die Tiere vorher vollkommen hungern lässt, wo also kaum von irgendwelchen im Parenchym vor sich gehenden assimilatorischen Prozessen die Rede sein kann.

Tatsächlich ist es seit alters her bekannt, dass die bei Dissimilationsprozessen entstehenden Spaltungsprodukte oft eine ausgesprochene vitale Färbbarkeit besitzen. Besonders gilt das für die Spaltungsprodukte nach Fettdekomposition. So entstehen bei Zerteilung von Dotterzellen in embryonalen Geweben sowie bei Atrophie von Fettzellen Klumpen oder Körner, die sich mit Neutralrot stark färben (v. MÖLLENDORFF 1920). In dieser Weise hat man auch die auffälligen Veränderungen hinsichtlich der Färbbarkeit des Fettkörpers bei den Daphniden zu deuten, welche FISCHER (1908) beschrieben hat. Bei grossem Fettgehalt enthalten die Fettzellen nur wenige vital färbbare Granula. Wenn der Fettkörper aber schlecht entwickelt ist, so enthalten die Fettzellen mächtige Ablagerungen des Farbstoffes.

Die Auffassung von den dissimilatorischen Prozessen bei *Dendrocoelum*, die man also im Hinblick auf die vitalen Färbungsbilder das Recht hat sich zu bilden, scheint mir folgende zu sein. Beim Stoffwechsel werden Assimilationsprodukte, in erster Linie die Fetttropfen, gespalten, welche unter normalen Nahrungsverhältnissen in grösserer oder geringerer Zahl angehäuft worden waren. Das erste Stadium in diesem Spaltungsprozess muss in einer Spaltung des Fettes bestehen, welche sicherlich in der gleichen Weise vor sich geht wie in den Nahrungsvakuolen des Darms. Jeder Fetttropfen wird also zuerst von einer schmalen Schicht an der Oberfläche gebildeter Zerfallsprodukte umgeben, welche ein starkes Lösungsvermögen für Vitalfarbstoffe besitzen. Bei fortschreitender Spaltung nimmt die gefärbte Schicht zu und infolge des immer stärker werdenden Fettsäuregehalts des Fetttropfens muss auch dieser Farbe annehmen. Schliesslich fliesst der Tropfen vollkommen in die ihn umgebende Flüssigkeit hinaus. Die homogen gefärbten, dunkelroten Blasen bezeichnen offenbar das Stadium, wo die Fetttropfen völlig ausgeflossen sind und gleichzeitig die Blasen ihre maximale Färbbarkeit erlangt haben. Infolge der während des Spaltungsprozesses herabgesetzten Oberflächenspannung nehmen die Farbtropfen oft mehr oder weniger langgestreckte Formen an. Diese können wohl durch Zug und Druck von den umgebenden Geweben in kleinere Tropfen zerteilt werden.

Aber auch der entgegengesetzte Verlauf, also eine Verschmelzung einer Anzahl kleiner Blasen zu einer grösseren findet wahrscheinlich statt.

Eine fortgesetzte Farbenspeicherung muss schliesslich bei Überschreitung der maximalen Lösungskonzentration zu einer Ausfällung des Farbstoffes führen. Wahrscheinlich bestehen die gefärbten Kristallaggregate nicht nur aus reiner Farbsubstanz, sondern auch aus Fettsäuren (einer chemischen Vereinigung zwischen dem basischen Farbstoff und Fettsäuren?), welche bei der Ausfällung mitgerissen werden können. Dadurch würde man erklären können, dass in dem gleichen Masse, als die Farbausfällung fortschreitet, auch die Färbbarkeit der Blasen abnimmt; der Gehalt an Fettsäuren, welcher die Fähigkeit der Blasen Vitalfarbstoffe zu speichern bedingt, ist jetzt im Abnehmen. Auch durch den fortgesetzten Abbau der Fettsäuren, bzw. durch Exosmose von löslichen Fettsäurevereinigungen kann natürlich der Fettsäuregehalt in den Blasen verringert werden.

Ausser den eben beschriebenen, grösseren oder kleineren, gewöhnlich isolierten Farbblasen findet man auch mehr oder weniger netzförmige oder langgestreckte Ansammlungen von Neutralrotgranula. Solche Körnchenansammlungen liegen speziell in den peripheren Teilen des Parenchyms, also subepithelial, kommen aber auch weiter zentral vor. Sie sind oft deutlich in der Längsrichtung des Tieres ausgezogen und können ästige Figuren bilden. Die Farbtropfen in ihnen sind in der Regel klein, gewöhnlich 1 oder ein paar μ im Durchmesser; es können aber auch grössere Blasen vorkommen. Diese Tropfen werden wahrscheinlich in der gleichen Weise gebildet wie die grösseren Parenchymlasen, d. h. während der Dissimilation von Nahrungsstoffen, denn man findet oft unter den gefärbten Tropfen auch kleine Fetttropfen. Bei den pigmentierten Formen kommen oft Neutralrotgranula und Fetttropfen in die Pigmentansammlungen eingelagert vor. *Planaria torva*, die ich in dieser Hinsicht näher untersucht habe, zeigt nur schwache Spuren der subepithelialen Ansammlungen von Neutralrotgranula. Diese Granulaansammlungen stehen in deutlicher Verbindung mit den Pigmenthaufen, welche, wie bekannt, ebenfalls vorzugsweise an der Dorsalseite gelegen sind, wo sie in der Längsrichtung des Tieres parallele Züge bilden. Es liegt daher die Annahme nahe, dass die vital färbbaren Granulaansammlungen bei *Dendrocoelum* dem Pigmentnetz bei anderen Formen entsprechen. Ob wir es hier wirklich mit homologen Bildungen zu tun haben ist schwer zu entscheiden. Auf alle Fälle enthalten die Granulaansammlungen bei *Dendrocoelum* nur Tropfen, keine den Pigmentkörnern entsprechenden festen Körner. — Die in dem inneren Parenchymgewebe weniger dicht liegenden Granulaansammlungen enthalten gewöhnlich grössere Tropfen und sind oft unregelmässig verzweigt oder in der einen oder der anderen Richtung ausgezogen (vgl. T. II, Fig. 7). Auch diese Granulaansammlungen enthalten oft ungefärbte Fetttropfen.

Man findet nicht selten im Parenchym verstreut Ansammlungen von kleinen (1 bis ein paar μ grossen) farblosen oder etwas gelblichen festen Körnern, welche jedoch keine Vitalfarbstoffe aufnehmen (vgl. T. II, Fig. 7 Exkr.). Auch ARNOLD (1911) hat am Schnittpräparat solche Konkreme beobachtet. Es handelt sich ohne

Zweifel um Abfallsprodukte, über deren chemische Natur man jedoch nichts mit Sicherheit weiss. Dagegen ist es möglich sich über die Art ihrer Entstehung eine Vorstellung zu bilden. Wir finden nämlich auch in den gefärbten Blasen kleine, mehr oder weniger eckige Körner, welche den erstgenannten sehr ähnlich sehen. Sie sind nicht besonders stark gefärbt und können daher kaum Farbensausfällungen sein; man findet sie übrigens auch in schwächer gefärbten Blasen. Wo sich Farbensausfällungen gebildet haben, schlagen sie sich mit Vorliebe auf diesen Körnern nieder. Beim schliesslichen Verschwinden der Blasen werden sie frei und bilden wahrscheinlich die früher genannten lockeren Körnchenansammlungen im Parenchym. Da die gefärbten Blasen bei der Spaltung von Reserveprodukten — vor allem von Fetttropfen — im Parenchym entstehen (vgl. das vorher Gesagte), so bestehen die Konkremeute sicherlich der Hauptsache nach aus Dekompositionsprodukten des Fettes.

Schliesslich müssen wir mit einigen Worten die Frage berühren, ob die gefärbten Elemente Zellen angehören oder ob sie interzellulär liegen. Infolge der eigenartigen Struktur des Parenchymgewebes ist es meistens unmöglich diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden. Wie bekannt ist man der Auffassung, dass das Parenchymgewebe sich aus mehr oder weniger sternförmigen Bindegewebszellen aufbaut, deren verzweigte Ausläufer von Interzellulärschubstanz umgeben und fortgesetzt werden. In dieser Interzellulärschubstanz liegen Muskelfasern, Drüsenzellen u. s. w. eingeschlossen. Die Zellen anastomosieren mit einander wahrscheinlich sowohl direkt durch ihre Ausläufer als auch indirekt durch die Interzellulärschubstanz. Die Maschenräume, welche zwischen den lamellenförmigen Bindegewebsbalken entstehen, würden demnach zum grössten Teile interzelluläre Lücken darstellen (vgl. z. B. BÖHMIG 1890, S. 205). Sie enthalten indessen oft eine andere Art von Bindegewebszellen, die runden, sogen. Stammzellen, die den Bindegewebsbalken gerne dicht angelagert sind. Im übrigen werden die Maschenräume von einer periviszeralen Flüssigkeit ausgefüllt, welcher v. GRAFF eine nutritorische Bedeutung zuschreibt. Am Schnitt findet man in den Maschenräumen oft »eine fast farblose oder ganz blass gelb gefärbte, bisweilen körnige Masse« (JANDER 1897, S. 177).

Schnittpräparate durch Tiere, welche nach vorhergehender vitaler Methylenblaufärbung mit Sublimat-Ammoniummolybdat fixiert wurden, geben leider keine klare Vorstellung von der Lage der Farbblasen. Man sieht jedoch nicht selten Farbensausfällungen in sekretarmen Drüsenzellen, wo sie in den Lücken vorkommen, welche im Protoplasma durch Abscheidung der Sekrettropfen entstanden sind (Textf. 8, a). Auch bei lebenden Tieren habe ich bisweilen in unzweifelhaften Drüsenzellen gefärbte Vakuolen beobachtet. Diese Vakuolen können eine kolossale Grösse erreichen und enthalten oft einen stärker gefärbten Innenkörper.

Auch die subepithelialen Granulaansammlungen machen den Eindruck, dass sie besonderen Zellen angehören, welche vielleicht derselben Natur sind wie pigmentführenden Zellen bei anderen Formen. Nach BÖHMIG (1906) wird das Pigment in den gewöhnlichen sternförmigen Bindegewebszellen gebildet und kommt immer in-

trazellulär vor; dagegen glaubte WILHELMI (1909) feststellen zu können, dass die Pigmentkörnchen nicht intrazellulär, sondern extrazellulär in den Maschen des Parenchyms gelegen sind. Wenn also schon die intra- oder extrazelluläre Lage der Pigmentkörnchen eine offene Frage ist, so muss dies in noch höherem Masse für die Ansammlungen von Neutralrotkörnchen gelten.

Was schliesslich die gewöhnlichen Parenchymblasen betrifft, so scheint ihre oft bedeutende Grösse dafür zu sprechen, dass sie wenigstens zum grösseren Teile interzelluläre Gebilde sein dürften. Es fällt schwer sich vorzustellen, dass sie in den relativ protoplasmaarmen verzweigten Bindegewebszellen eingeschlossen liegen könnten. Dagegen zeigen vergleichende Messungen der gefärbten Blasen bei lebenden Tieren und der Maschenräume am Schnittpräparat, dass die ersteren sehr wohl den letzteren entsprechen könnten. Die Blasen erreichen einen maximalen Durchmesser von 20—30 μ ; desgleichen die Maschenräume (die Interzellularen) in gut fixierten Schnittpräparaten. Sowohl die ersteren wie auch die letzteren kommen nur in den inneren Teilen des Parenchyms vor.

Zu einer sichereren Auffassung über die Lage der Blasen würde man ohne Zweifel kommen, wenn man exakt feststellen könnte, wie die Fetttropfen im Parenchym liegen, da ja die Blasen in erster Linie aus diesen gebildet werden (vgl. das früher Gesagte). Eine Anzahl kleiner Fetttropfen könne wohl, wie ARNOLD (l. c.) angibt, in den Bindegewebszellen, resp. den Bindegewebsbalken eingeschlossen liegen; was dagegen die grösseren anbelangt, so ist es schwerer etwas Bestimmtes von ihnen auszusagen. Da das Fett wahrscheinlich nur auf osmotischem Wege ins Parenchym aufgenommen wird (vgl. Teil I), so kann man sich wohl denken, dass die grossen Tropfen durch Zusammenfliessen von kleineren Fetttropfen gebildet werden. Diese könnten von den fettführenden Bindegewebszellen der Umgebung in die Maschenräume ausgestossen werden. Wahrscheinlicher ist es wohl, dass der Verschmelzungsprozess zwischen den Fetttropfen intracellulär stattfindet. Bei Vergrösserung der Fetttropfen — durch Verschmelzung mit anderen Fetttropfen oder durch Aufnahme löslicher Fettkomponenten auf osmotischem Wege — werden die sie umgebenden Maschenräume deutlich erweitert und vergrössert.

Es lässt sich also vermuten, dass die färbbaren Parenchymelemente einesteils *intrazellulär* — in mehr oder weniger sekretfreien Drüsenzellen und Bindegewebszellen, andererseits — und zwar überwiegend — *interzellulär* gelegen sind. Letzteres gilt besonders für die grösseren gefärbten Blasen.

Es ist interessant, mit diesen Befunden die vitalen Färbungsverhältnisse bei Acölen nach LÖHNER's (l. c.) Untersuchungen zu vergleichen. Wie bekannt ist das Parenchym der Acölen eine Synthese von Stützgewebe und Assimilationsgewebe — ein »Verdauungsparenchym« —, welches jedoch bei höher entwickelten Formen eine unvollständige Aufteilung in ein lockereres Zentralparenchym mit überwiegend assimilatorischer Funktion und ein Randparenchym zeigt, welches letzteres mehr den Charakter eines Stützgewebes hat. In struktureller Hinsicht dagegen erweist sich das Parenchym der Acölen und der Tricladen als gleichartig. Wir finden, dass auch

bei den Acölen das Parenchym aus stern- oder spindelförmigen Zellen gebildet wird, welche mit einander zusammenhängen und ein Netzwerk bilden. In den runden Maschenräumen sind auch hier freie Bindegewebszellen (Stammzellen), bei gewissen Formen ausserdem Zoochlorellen eingeschlossen. Bei Färbung mit Neutralrot findet man ebenso wie bei den Tricladen nach einer anfänglichen diffusen Färbung rote Flüssigkeitstropfen gleichförmig überall im Parenchym verstreut; »nur in den Randpartien lässt sich häufig ... eine gewisse netzartige Anordnung derselben erkennen (LÖHNER l. c., S. 464). Was die Frage der intra- oder extrazellulären Lage der Farbtropfen anbetrifft, so äussert sich LÖHNER mit grosser Vorsicht. Besondere farbensammelnde »Atrocyten« (BURIAN) konnte er weder im Quetsch- noch im Schnittpräparat finden. »Es gelingt zwar nicht schwer zarte Plasmakugeln mit eingeschlossenen Sekrettröpfchen (Farbenblasen? Ref.) zu isolieren, aber da dürfte es sich auch eher um abgeschnürte Syncytialteilchen, denn um zellige Elemente handeln«. Da die Farbenblasen wahrscheinlich den Maschenräumen am Schnittpräparat entsprechen, so hält es LÖHNER für das Wahrscheinlichste, dass sie interzelluläre Bildungen sind; er hebt aber auch hervor, dass nach den Ansichten gewisser Forscher die Maschenräume intrazellulären Vakuolen entsprechen sollen.

Auch bei den Acölen finden wir also im Grossen und Ganzen das gleiche Färbungsbild wie bei den Tricladen, aber auch die gleiche Unsicherheit hinsichtlich der intra- oder extrazellulären Lage der gefärbten Elemente. Die Farbenblasen bestehen nach LÖHNER aus einer wasserhaltigen Flüssigkeit, welche neben Kohlensäure auch gelöste Exkretstoffe und bisweilen auch kleinere Partikel enthält. Der Gehalt an sauren Exkretstoffen bedingt nach LÖHNER die typische rotviolette Farbenreaktion mit Neutralrot sowie ihre geringe Neigung, sich in isoliertem Zustande mit Wasser zu mischen. Auch LÖHNER fasst demnach die Farbenblasen als dissimilatorische Produkte auf, aber es will mir scheinen, als ob er die Bedingungen ihrer Färbbarkeit nicht vollständig beachtet habe. Der Gehalt an sauren Exkretstoffen, welche nach LÖHNER von den Zellen der Umgebung abgegeben werden sollen, erklärt nicht ihr ausgeprägtes Vermögen Farbstoffe zu sammeln. Entscheidend hiefür ist der Gehalt an sauren (*lipoiden*) Kolloiden. Wenn also eine Blase Exkretstoffe, aber keine solchen Kolloide enthält, so nimmt sie nur eine schwach diffuse oder gar keine Farbe an.

Wo eine färbbare Blase entstanden ist, da kann man sich denken, dass dieselbe von den Zellen der Umgebung oder von weiter entfernten Teilen des Parenchyms Exkretstoffe an sich zieht, in der gleichen Weise, wie sie bei der Vitalfärbung die in das Parenchym hineingelangte Farbsubstanz sammelt. Es ist bekannt, dass schwer lösliche Stoffe oft eine abnorm gesteigerte Löslichkeit in hydrophilen Kolloiden aufweisen. Dies beruht wahrscheinlich darauf, dass die letzteren als Schutzkolloide dienen, welche verhindern, dass die schwer löslichen Stoffe agglutiniert und ausgefällt werden. So hat man gefunden, dass Harnsäure, von der bei 37° in Wasser nur bis zu ca. 0,002 % löslich sind (0,00038 Mol pr. l), in Serum bis zu 0,05 % (bei 37°) gelöst werden können, ja, unter gewissen Umständen bis zu 2 %. Ähnliche enorme

Steigerungen der Löslichkeit wurden für schwer lösliche Kalksalze konstatiert, z. B. für CaSO_4 , $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ und für CaCO_3 (vgl. HÖBER 1914, S. 122—25 und S. 345).

Jeder Punkt des Parenchyms, wo dissimilatorische Prozesse vor sich gehen, welche zur Bildung von sauren, lipoidartigen Kolloiden führen, würde demnach gleichzeitig als eine lokale Sammelstelle für Vitalfarbstoffe und Exkretionsprodukte dienen. Eine Stütze für diese Auffassung würde man auch darin finden können, dass Organe, welche sich stark mit Vitalfarbstoffen färben, oft als Exkretionsorgane fungieren, auch wenn ihre hauptsächlichste Funktion auf einem anderen Gebiete liegt (z. B. die Leber bei Mollusken und Dekapoden, der Darm bei einer grossen Zahl von Tierformen u. s. w.).

Wir kommen daher hinsichtlich der färbbaren Blasen zu folgenden allgemeinen Schlüssen:

Sie werden wahrscheinlich zum grössten Teil bei lokalen dissimilatorischen Prozessen im Parenchym gebildet. Bei diesen Spaltungsprozessen entstehen Produkte, welche die Färbbarkeit der Blasen bedingen. Später verschwinden auch diese Stoffe und die Färbbarkeit der Blasen nimmt wieder ab. Nach dem Abschlusse der Dissimilation bildet der Inhalt der Blasen eine wässerige Flüssigkeit, welche feste oder gelöste Exkretprodukte enthält; die letzteren können event. auch während der Dissimilation von aussen her aufgenommen worden sein.

2. Farbenexkretion.

Wenn man mit Vitalfarbstoffen gefärbte *Dendrocoelum*-Individuen in reinem Wasser bei guten Ernährungsbedingungen hält, so wird man schon makroskopisch beobachten können, dass die Farbenstärke bei den Tieren deutlich abnimmt. Bei jungen Tieren tritt dies schon nach einigen Tagen, bei geschlechtsreifen Exemplaren nach bedeutend längerer Zeit (eine bis ein paar Wochen) hervor. Folgt man dem Entfärbungsprozess genauer, so wird man finden, dass dieser erst in den peripheren Gewebsteilen beginnt und gegen das Zentrum hin fortschreitet. Gleichzeitig tritt umgekehrt im Darne eine immer stärkere Färbung hervor. Dies kann allerdings teilweise als ein Kontrastphänomen erklärt werden, aber nicht vollständig; denn die mikroskopische Prüfung zeigt gleichzeitig eine oft stark zunehmende Farbensausfällung im Darmepithel. Wenn die peripheren Gewebe gänzlich oder zum grösseren Teile entfärbt sind, so verschwindet indessen der Farbstoff auch aus dem Darne und nach einigen Wochen (jüngere Tiere) bis zu 1—2 Monaten (ältere Individuen) findet man Tiere, welche auch bei genauer mikroskopischer Untersuchung keine in den Geweben zurückgebliebenen Farbenpartikel aufweisen. Während des Entfärbungsprozesses kann man in den Fäces des Tieres, besonders während der ersten Periode, Massen von gefärbten Körnern, Klumpen oder Kristallbüscheln finden, die den Fäces eine makroskopisch deutlich rote Farbe geben. *Es ist demnach klar, dass die Farbenexkretion wenigstens zum grossen Teile durch den Darm erfolgen muss.* Dieser ganze Prozess erinnert sehr stark an die zentripetal fortschreitende Entfärbung und

jedes Exemplar möglichst genau notiert wurde. Die Resultate wurden in der folgenden Tabelle vereinigt.

TAB. V.

| Nach | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|-----------|--|---|-------------|---|---|-------------|-------------|
| 5 Tagen. | Von 12 Ex. nur 5 St. m. Spuren v. Färbung (sp. d. Darm). | Vordere und hintere Teilungshälften stark gefärbt. | Wie in II. | Von 5 Ex. 2 St. deutlich entfärbt. | Vordere und hintere Teilungshälften gleich stark gefärbt. | Wie in V. | Wie früher. |
| 10 Tagen. | Von 11 Ex. nur 2 St. m. gefärbten Massen (im Darne). | Wie früher. | Wie früher. | Von 5 Ex. nur 1 Ex. deutlich gefärbt (1 Ex. ganz entfärbt). | Wie früher. | Wie früher. | Wie früher. |
| 18 Tagen. | Vollst. entfärbt. | Teilw. Entfärbung des Vorderendes einiger Ex. Sonst wie früher. | Wie früher. | Vollst. entfärbt. | Wie früher. | Wie früher. | Wie früher. |

Aus den angeführten Experimenten geht also hervor, dass dort, *wo die Defäkation durch operative Zweiteilung der Tiere (II—III, V—VI) oder durch Hunger (VII) verhindert wird, die Farbenexkretion aufhört*. Sobald die Tiere Futter aufnehmen können und die Defäkation beginnen kann, ist die Farbenexkretion indessen wieder in vollem Gange, und es dauert, wie Tab. VI zeigt, nicht lange, bis die Tiere sich von den Farbpartikeln befreit haben.

Die Tiere in II—III und in V—VII wurden während der folgenden Tage reichlich gefüttert. Dabei ergaben sich folgende Resultate (Tab. VI).

Man findet, dass die hinteren Teilungshälften in der Regel bedeutend langsamer entfärbt werden als die entsprechenden vorderen Hälften. Dies hat eine zweifache Ursache. Erstens regeneriert der vom Gehirn abgeschnittene Teil immer schlechter und bei postpharyngealer Schnittführung (II, V) wird erst spät, wenn überhaupt, ein neuer Pharynx gebildet. Zweitens können auch die durch einen präpharyngealen Schnitt gebildeten hinteren Teilungshälften (III, VI) Nahrungsstoffe nicht aufspüren und sich dieselben nicht zu Nutze machen, bevor nicht ein Gehirn und Tentakel neu gebildet wurden.

Ferner hat es sich bei den erwähnten Hungerversuchen gezeigt, dass die Tiere monatelang ihre Färbung unverändert beibehielten, was noch deutlicher aus den folgenden Experimenten hervorgeht.

Gegen 40 junge *Dendrocoelum*-tiere wurden 12 Stunden lang in schwacher Methylblaulösung vital gefärbt und auf zwei Glasschalen mit reinem Wasser verteilt.

- I. Fütterungskultur (Fütterung mit Würmern ein paarmal wöchentlich).
- II. Hungerkultur.

TAB. VI.

| Nach | II | III | V | VI | VII |
|-----------|--|---|---|--|--|
| 3 Tagen. | <i>Die vorderen Hälften</i> (mit Pharynx) beinahe vollst. entfärbt. <i>Die hinteren Hälften</i> (ohne regenerierten Pharynx) wie früher gefärbt. | <i>Die vorderen Hälften</i> (mit regen. Pharynx) etwas entfärbt. <i>Die hinteren Hälften</i> wie früher (Augen und Tentakel fast völlig regeneriert). | <i>Die vorderen Hälften</i> (mit Pharynx) etwas blasser als <i>die hinteren Hälften</i> . (Pharynx nicht oder nur unvollständig regeneriert). | Wenig verändert. Darm in beiden Teilungshälften stark rot gefärbt. (Pharynx meistens regeneriert). | Wenig verändert. |
| 6 Tagen. | Starke Entfärbung der <i>vorderen Hälften</i> (nur 1 Ex. stärker gefärbt). <i>Die hinteren Hälften</i> tot. | Weniger deutlich entfärbt. Die hinteren Hälften deutlich stärker gefärbt als die vorderen. | — | — | Stark entfärbt. |
| 18 Tagen. | Die vorderen Hälften gänzlich entfärbt. | Alle Teilungshälften entfärbt. | Nur 1 <i>vordere</i> Teilungsh. mit geringen Farbenansammlungen im Darm. Die hinteren H. nur wenig entfärbt. | Alle Teilungsh. ungefärbt oder nur schwach gefärbt. | Die jungen Tiere ungefärbt, die älteren schwach gefärbt. |

TAB. VII.

| Nach | Versuchsserie I. | Versuchsserie II. |
|-----------|---|---|
| 6 Tagen. | Darm bei den meisten Tieren mit einem blaugrünen Inhalt gefüllt. Spez. die Darmspitzen stark gefärbt (Textfig. 8, c). Auch im Parenchym gefärbte Blasen und Körnchenaggregate, sowie einzelne Farbenkörner. | Alle Exempl. bedeutend stärker gefärbt als in I. Im Parenchym zahlreiche gefärbte Elemente, der Darm dagegen relativ schwach gefärbt. |
| 12 Tagen. | Der Darm bei allen Exempl., ausser bei einem, ungefärbt. Einige kleine, verstreute, blaue Körner (bes. im Vorderende) bei den meisten Exempl. | Alle Tiere wie früher. Der Darm enthält jedoch bei den meisten Ex. dunkelblaue Farbensausfällungen. |
| 16 Tagen. | Wie früher (Entfärbung nahezu vollständig). | Wie früher. |
| 22 Tagen. | Wie früher. | Wie früher. |
| 26 Tagen. | Vollständig entfärbt (unter 12 Exempl. konnten bloss bei dreien bei starker Vergrößerung einige kleine Farbenkörner im Parenchym entdeckt werden). | Wie früher (der Darm am stärksten gefärbt). |

Aus den angeführten Versuchsserien dürfte demnach deutlich hervorgehen, *einerseits dass die Exkretion von in den Körper eingeführten fremden Substanzen (Farbstoffen) durch den Darm erfolgt und andererseits, dass ein anderes Exkretionsorgan dabei keine merkbare Rolle spielt.* Es erscheint nämlich kaum wahrscheinlich, dass der Hungerzustand die Funktion anderer eventuell vorhandener Exkretionsorgane vollständig aufheben könnte. Meine Untersuchungen führen unter allen Umständen zu dem Resultate, dass die angewendeten Farbstoffe weder in gelöster noch in fester Form durch Hautexkretion oder durch das Wassergefäßsystem entfernt werden. Eine Farbenexkretion durch die Haut oder durch das Wassergefäßsystem würde sich übrigens — wenn sie vorkäme — auch mikroskopisch nachweisen lassen.

Eine Exkretion durch die *Haut* wurde bei verschiedenen Anneliden nachgewiesen, wo man nach Injektion von Farbenpulver oder Tusche in die Leibeshöhle beobachten konnte, wie sich mit Farbstoff beladene Phagocyten einen Weg quer durch die Muskelschicht der Körperwand zum Epithel bahnten; dadurch wird nach CUÉNOT u. a. auch das normale Vorkommen von Hautpigment bei diesen Formen erklärt. Wenn man *Lumbriculus* Schlamm fressen lässt, der mit Neutralrot gefärbt ist, so kann man sehr leicht beobachten, wie die Farbgranula in die Haut eingelagert werden, besonders in der Nähe der Borstensäcke, welche selbst intensiv gefärbt werden. Die Granulaansammlungen befinden sich in ästigen Zellen oder Zellerivaten, welche nach CUÉNOT (1898) Reste von in die Haut eingewanderten Amöbocyten aus der Leibeshöhle darstellen. Werden die Tiere später in reinem Wasser gehalten, so verschwindet die Hautfarbe nach einiger Zeit (ca. 2 Wochen), und statt dessen zeigen sich, wie ich gefunden habe, in der Haut die normalerweise vorkommenden gelbbraunen Klumpen und Körner, besonders bei den Borstensäcken. Auch bei *Stylaria* kann man diese Prozesse sehr deutlich verfolgen. — Derartige Erscheinungen kann man indessen bei den Tricladen nicht bemerken. Nach der Färbung verschwinden wohl allmählich die in den Epithelzellen liegenden kleinen Farbgranula, aber eine Einlagerung von Farbgranula von darunterliegenden Geweben aus kann man nicht beobachten. Wie bekannt enthält auch das Epithel niemals feste Körnchen oder andere Stoffe, die als Produkte einer exkretorischen Wirksamkeit gedeutet werden könnten.

Das Verhalten des *Wassergefäßsystems* zur Farbenexkretion habe ich auf das genaueste untersucht und bin im Grossen und Ganzen zu negativen Resultaten gekommen. Unter meinem ganzen Versuchsmaterial, welches mehrere hundert *Dendrocoelum*-Individuen in allen Altersklassen umfasste, habe ich nur zwei- bis dreimal eine zweifellose Wassergefäßfärbung konstatieren können. Die Tiere waren vorher vital gefärbt worden, indem sie mit Methylenblau gefärbtes Futter zu fressen bekamen¹. In einem Falle wurde eine Färbung des Wassergefäßsystems ungefähr einen Monat nach der Färbung beobachtet, u. zw. in Form eines feinen blauen Körnchenbelags auf einigen der mittelgroben Wassergefäßkanäle. Am folgenden

¹ Sie hungerten in der folgenden Zeit.

Tag waren die Farbkörner vollständig verschwunden. Bei einer anderen Gelegenheit wurde eine besonders schöne Wassergefäßfärbung bei einem Exemplar mit regeneriertem Hinterteil beobachtet. Die äusseren Partien der Wände der Wassergefässkanäle waren an vielen Stellen vollständig mit kleinen, dunkelblauen Flüssigkeitsblasen gefüllt. Besonders war dies bei den groben Mündungsrohren und auch bei den mittelgroben Kanälen der Fall (vgl. Textf. 9, a). In den feineren Kanälen fand sich jedoch keine Spur eines feineren Körnchen- oder Tropfenbelags. Dieses Exemplar wurde nachher noch sechsmal untersucht; erst 14 Tage später zeigte die Wassergefäßfärbung schwache Zeichen des Verschwindens. Leider verunglückte das Exemplar, so dass die vollständige Entfärbung nicht beobachtet werden konnte. Die Färbung wurde die ganze Zeit über an genau der gleichen Stelle des Wassergefässnetzes beobachtet. Das Parenchym und der Darm waren während der ganzen Beobachtungszeit nur unbedeutend gefärbt.

In der gleichen Weise wie bei *Dendrocoelum* geht die Farbenexkretion bei anderen Tricladen vor sich. So fand ich, dass gefütterte Junge von *Procerodes* (= *Gunda*) *ulva* sich im Laufe von 3 Wochen vollständig von Neutralrot befreien konnten, während in der gleichen Neutralrotlösung verwahrte Tiere, die ich hungern liess, keine Zeichen einer Entfärbung aufwiesen. Auch hier dient der Darm als Speicherungsorgan für die Farbsubstanzen.

Bei der eben genannten Art kann man jedoch bisweilen äusserst kleine Farbkörnchen in den Wänden der feinen Wassergefässkapillaren konstatieren. Noch besser lässt sich dies bei einer anderen von mir untersuchten marinen Form, *Uteriporus vulgaris* BGD. beobachten. Besonders wenn die Tiere ein mit Methylenblau gefärbtes Futter bekamen (Krebsmuskeln u. s. w.), traten auf dem pharyngealen Wassergefässnetz kleine Farbkörnchen oder Farbtröpfchen auf, welche hier und da ziemlich dicht lagen (Textf. 9, b). Ich habe jedoch nicht beobachten können, ob diese Körner wirklich durch Sekretion aus dem Kanalepithel entfernt werden. Experimentell lässt sich, wie erwähnt, nur eine Farbenexkretion mit Hilfe des Darms konstatieren.

Sehr interessante, komplettierende Resultate habe ich bei Anwendung von Alizarinlösung erhalten. Sowohl bei *Procerodes* als auch bei *Uteriporus* färben sich nach einigen Stunden Teile des Wassergefässsystems, bisweilen fast das ganze Wassergefässnetz intensiv dunkelviolett (jedoch nicht bei allen Exempl.). Da man bei ungefärbten Tieren den Verlauf der äusserst feinen Kanäle nur mit grosser Schwierigkeit unterscheiden und verfolgen kann, so erhält man auf diese Weise mit einem Schlage ein ausserordentlich klares Bild des Wassergefässsystems (Textfig. 9, c). Nur die Mündungsporen habe ich nicht mit Sicherheit unterscheiden können. Eigentümlich ist es, dass ich mit Alizarin niemals eine Färbung des bei diesen Tieren wohl entwickelten *pharyngealen* Wassergefässnetzes erhalten habe, welches dagegen, wie sich ergab, Methylenblau speichern konnte (vgl. oben). Man könnte diesen Umstand in der Weise deuten, dass die beschriebene Verschiedenheit der Farben-

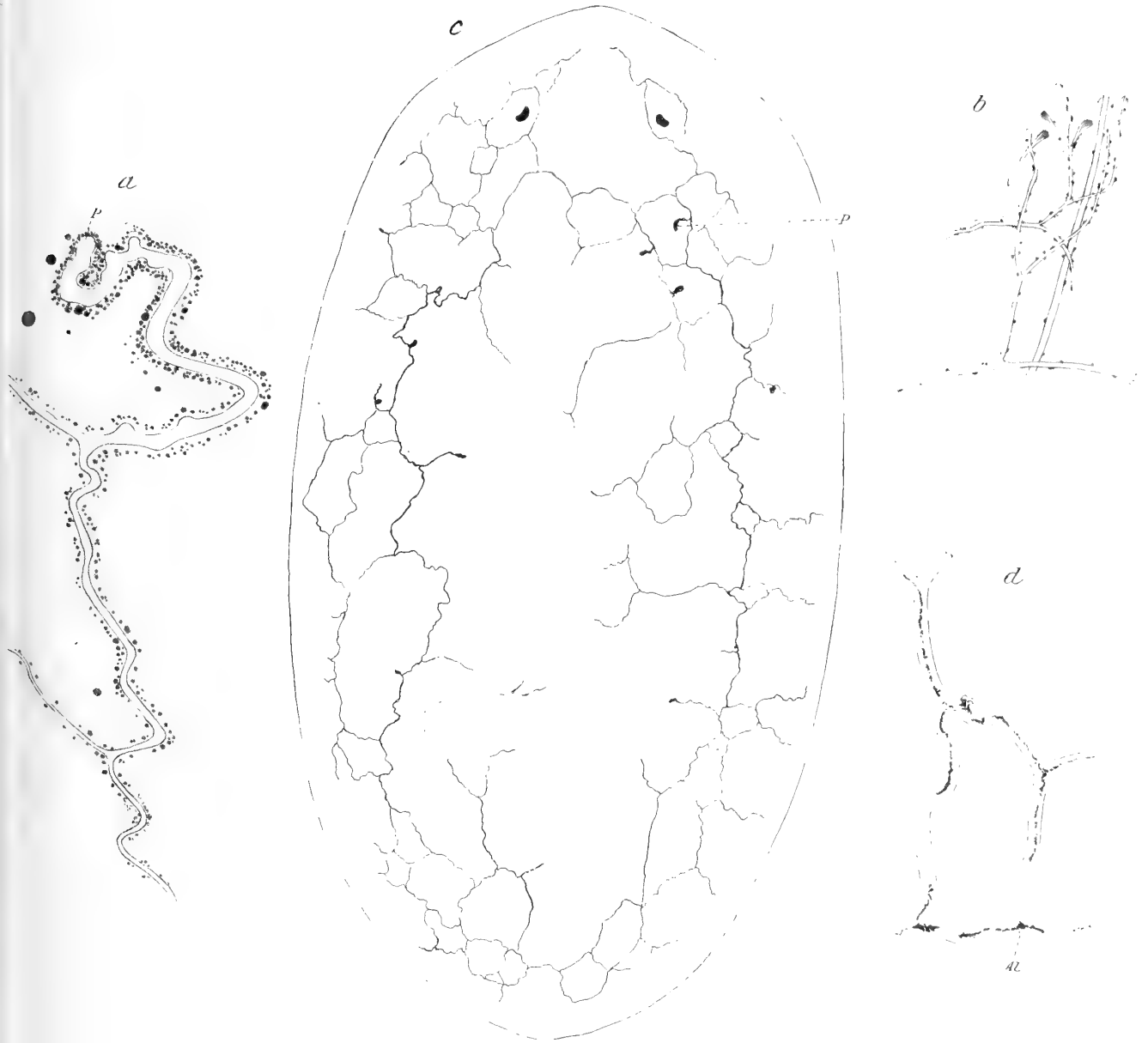


Fig. 9.

a *Dendrocoelum lacteum*: Wassergefäss nach vitaler Methylenblau-Färbung (*P.* = Endporus). — *b—d* *Uteriporus vulgaris*; *b*: Teil des Maschennetzes im Pharynx nach vitaler Methylenblaufärbung. *c*: Ders. Wassergefässnetz nach Alizarinfärbung (*P.* = Endporen?). *d*: Teil des Gefässnetzes stärker vergrößert (*Al.* = Alizarinpfropfen).

speicherung auf irgendeiner *funktionellen* Verschiedenheit zwischen diesen beiden Teilen des Wassergefässsystems beruhe.

Eine genauere Untersuchung der gefärbten Kanalpartien zeigt, dass der Farbstoff körnige oder flockige Niederschläge in den Kanälen bildet; die Körner vereinigen sich mit einander zu grösseren oder kleineren Klumpen oder zusammenhängenden Zügen (Textfig. 9, *d*). Dass diese Niederschlagsprodukte durch Sekretion des Kanalepithels entstehen scheint ziemlich klar zu sein; hier und da kann man auch, wenigstens in den ersten Stunden nach der Färbung, Farbkörner in den Kanalwänden beobachten. Hält man die Tiere in reinem Wasser, so verschwindet die Färbung gewöhnlich innerhalb einiger Stunden oder Tage.

Es ist schwer sich eine Vorstellung darüber zu bilden, was diese Beobachtungen in exkretionsphysiologischer Hinsicht beinhalten. Aus dem Umstande, dass man mit Neutralrot oder Methylenblau gewöhnlich nur eine spärliche Granulafärbung in den Wänden der Wassergefässe erhält, geht hervor, dass ihre Zellen eine spezielle Fähigkeit besitzen das Alizarin aufzunehmen und speichern. Ich will schon jetzt hervorheben, dass ein ähnliches Verhalten noch bei einigen Turbellarien (*Gyrotrix* u. *Stenostomum*; vgl. S. 129, 142), Trematoden u. Cestoden angetroffen worden ist und dass die (vgl. allg. Teil) sezernierenden Teile oft feste Konkrementen enthalten oder ein Sekret abgeben, das in den Kanälen oft feste Niederschläge bildet. Diese Niederschläge scheinen hauptsächlich aus Kalk (Calciumkarbonat) zu bestehen, und die Alizarinfärbung zeigt auch, dass die Kanalwände alkalisch reagierende Stoffe absondern. Bei *Uteriporus* und *Procerodes* finden wir freilich keine festen Konkremente, weder in den Kanalwänden noch im Lumen; analog mit dem Verhalten bei den oben erwähnten Formen können wir aber annehmen, dass die Kanalwände auch hier ein Sekret abgeben, welches diese kalkbildenden Stoffe enthält, wenn auch in so geringfügigen Mengen, dass sie keine Niederschläge bilden. Die Tatsache, dass die Kanäle bei einigen Exemplaren gar keine Alizaringranula enthalten, bei anderen nur in vereinzelten Partien, spricht auch dafür, dass die Sekretion von solchen Stoffen nicht besonders stark ist; bei *Dendrocoelum* und den Süßwassertricladien im allgemeinen habe ich überhaupt keine Alizarinsekretion durch das Wassergefässsystem beobachtet.

3. Der Farbtransport zum Darne.

Schliesslich bleibt noch die Frage zu behandeln, wie der Farbtransport zum Darne vor sich geht.

Sowohl bei Hungertieren wie bei gefütterten Tieren kann man in den Vakuolen der Darmzellen eine fortschreitende Farbenansammlung und Farbensammlung beobachten. Bei Hungertieren, wo die Defäkationsfrequenz erheblich herabgesetzt ist, werden diese Farbstoffmassen nicht oder unvollständig entfernt, wodurch der Darm bei ihnen binnen kurzem die am stärksten gefärbte Körperpartie wird. Bei den

gefütterten Tieren werden die Farbstoffmassen bei der Defäkation allmählich hinausgeworfen, warum die Darmfärbung oft nicht so intensiv wie bei den Hungertieren wird. Wenn wir die Parenchymfärbung in den beiden Fällen vergleichen, so ist es jedoch klar, dass *der Farbtransport vom Parenchym zum Darmlumen sich bei Hungertieren bedeutend langsamer vollzieht, als bei den gefütterten Tieren* ja, bei den ersteren bleiben immer grössere oder kleinere Farbstoffmassen im Parenchym zurück.

Es geht wohl aus dem Angeführten hervor, dass die Kräfte, die beim Farbtransport zum Darmlumen in Tätigkeit sind, bei den gut genährten Tieren effektiver arbeiten als bei den Hungertieren. Da Nahrungsvakuolen vom Neutralrot mehr oder weniger intensiv gefärbt werden, spielen *Diffusionsprozesse* beim Farbtransport gewiss eine sehr wichtige Rolle. Bei Abnahme des Gehalts an Fettsäuren in einer gefärbten Blase könnte der Farbstoff hinausdiffundieren und möglicherweise an einer Stelle gespeichert werden, wo die dissimilatorischen Prozesse zur Entstehung einer neuen säurehaltigen Flüssigkeitsblase führen. Ebenso werden bei der langsamen Spaltung der Nahrungsstoffe im Darmlumen säurehaltige Produkte gebildet, welche für Vitalfarbstoffe ein starkes Speicherungsvermögen haben. Bei den Hungertieren, wo keine neuen Nahrungsvakuolen gebildet werden, muss die Fähigkeit der Darmzellen Farbstoff aus den umgebenden Geweben zu sammeln allmählich abnehmen.

Man würde versucht sein den Übergang der Farbsubstanz in den Darm ausschliesslich von diesem Gesichtspunkt aus zu erklären. Es ist jedoch zu beachten, dass faktisch oft eine *Ausfällung* von Farbsubstanz im Parenchym stattfindet; diese körnigen oder kristallförmigen Ausfällungsprodukte sind ganz sicher nicht so leicht löslich. Meine Versuche das Parenchym mit Karminpulver zu imprägnieren (Vergl. Teil I, S. 49) zeigen auch, dass feste Körper wirklich in den Darm hineintransportiert werden können, um dann entfernt zu werden. Dafür spricht auch, dass ein postgenitaler Transport von Dottertropfen aus dem Parenchym in den Darm hinein vorkommen kann, wie der Verf. nachgewiesen hat (1922).

Es ist mir nicht völlig klar wie diese festen Körperchen in den Darm hineinkommen können. Wenn die Farbenpartikel von besonderen farbenspeichernden Wanderzellen — für deren Existenz jedoch nicht der geringste Beweis vorliegt — aufgenommen werden würden, so müsste wohl auch bei den Hungertieren allmählich alle Farbsubstanz im Darmlumen angesammelt werden (vgl. *Stenostomum* S. 132). Es erscheint mir mehr wahrscheinlich, dass ein Teil der Farbenpartikel in Vakuolen eingeschlossen durch Leitung zwischen den fixen Parenchymzellen transportiert wird. Eine solche *interzelluläre Leitung* an und für sich schafft wohl die festen Ausfällungsprodukte nur langsam und unvollständig beiseite. Die speziell bei der Defäkation einsetzenden, äusserst kräftigen Muskelkontraktionen die von der Peripherie des Körpers gegen das Centrum (d. h. den Darm) hin fortschreiten, müssen wohl die in den Plasmabalken liegenden Farbenpartikel in dieselbe Richtung pressen. Man kann sich vorstellen, dass die letzteren in dieser Weise zuletzt mit den Darmzellen in Kontakt kommen und von diesen aufgenommen werden. Es ist klar, dass

Tiere, die oft defäzieren, dadurch auch von festen Farbenpartikeln im Parenchym befreit werden. Auch Farbtropfen könnten natürlich einen derartigen interzellulären Transport erfahren.

Die Farbenspeicherung geht in allen Teilen des Darms vor sich; ich habe jedoch oft Gelegenheit gehabt zu konstatieren, dass sich die Divertikelspitzen mit besonders grossen Massen von Farbsubstanz beladen. Bei Methylenblauversuchen wurden z. B. grosse Ansammlungen von blauen Klumpen und Körnern in den Divertikelspitzen, spez. im Vorderende beobachtet (Textfig. 8 e). Ähnliche Blasen oder Körnchenansammlungen waren in dem Parenchymgewebe der Umgebung zu sehen. *Es scheint also, als ob die Divertikelspitzen in besonders hohem Grade als Depotstätten für Abfallstoffe aus dem Parenchym fungierten.* Hier werden übrigens — wie ich oft Gelegenheit hatte zu beobachten — mit Vorliebe unverdauliche feste Partikel der Nahrung angesammelt (z. B. nach Fütterung mit Schneckenleber die Kalkkonkremente der Leberzellen).

4. Farbenexkretion und normale Exkretion.

Wir wenden uns nun der Frage zu, ob und inwieweit man die Farbenexkretion als ein Parallelphänomen zu der normalen Exkretion betrachten darf. Wir stossen dabei zunächst auf die grosse Schwierigkeit, dass wir die normalen Exkretionsprodukte der Turbellarien nicht genau kennen. Wahrscheinlich gibt es sowohl lösliche als auch unlösliche derartige Produkte.

Sich über die erstgenannten eine Vorstellung zu bilden ist natürlich am schwierigsten. WILHELMI (1909 b) beobachtete, dass Wasser, in dem er eine grössere Anzahl (ca. 1,000 Ex.) *Procerodes lobata* verwahrte, nach der Fütterung der Tiere einen stark säuerlichen Geruch annahm, und dass der Geruch nach einiger Zeit wiederum entstand, auch wenn das Wasser mehrereremals gewechselt wurde. Man könnte sich in Übereinstimmung mit WILHELMI denken, dass dieser Geruch in Zusammenhang mit einem löslichen Exkrete stünde, welches von den Tieren abgeschieden wird. Die Zusammensetzung dieses Exkrets ist jedoch vollkommen unbekannt. Bei der Analyse von Wasser, in welchem 300 Blutegel 100 Stunden lang verwahrt worden waren, fand PÜTTER (1907) N in ziemlich reichlicher Menge (0,08 g), auch kleine Mengen von Purinbasen (0,0014 g P—N), dagegen keinen Harnstoff und keine Harnsäure. Nach PÜTTER wird die grösste Menge N in Form von Ammoniak abgegeben, nach MARCHAL (1889) soll jedoch auch Trimethylamin gegenwärtig sein. Man könnte sich denken, dass diese scharf riechenden Stoffe auch die Ursache für den von WILHELMI konstatierten »säuerlichen« Geruch bei den Turbellarien waren. Es ist indessen ebensogut denkbar, dass sich diese Stoffe direkt aus der angewendeten Fütterungssubstanz (Sardellenfleisch) gebildet haben; aus den nicht geringen Mengen fäkaler Produkte, welche sich dort ansammeln müssen, wo sich eine so grosse Menge kürzlich gefütterter Tiere befindet, können durch fortschreitende bakterielle Spaltungsprozesse rasch merkliche Quantitäten von Verwesungsprodukten entstehen. Es scheint

mir daher nicht ohne weiteres klar zu sein, ob die von WILHELMI beschriebenen Phänomene wirklich die Gegenwart von gelösten Exkretstoffen anzudeuten brauchen.

Ebensowenig wie über die *Natur* der löslichen Exkretprodukte können wir über ihre *Bildungsweise* sagen. Es ist wahrscheinlich, dass sie in gelöster Form in der periviszeralen Flüssigkeit vorkommen, welche die interzellulären Mascherräume erfüllt, und dass sie als Zerfallsprodukte von dem Bindegewebsretikulum, von den Muskel- und Drüsenzellen u. s. w. abgegeben werden. Sie bilden indessen keine unlöslichen Fällungen und kein Koagulum mit Fixierungsmitteln, so dass man von ihnen im Schnittpräparat keine Spur findet.

Etwas besser unterrichtet sind wir über die festen Exkretprodukte, obgleich wir uns auch über ihre chemische Zusammensetzung nicht anders als in Form einer Hypothese äussern können.

Hierher gehören *die in den Exkretvakuolen der Darmzellen vorkommenden Konkremente und Kristallbildungen*. Als Exkretvakuolen bezeichne ich solche normalerweise im Darmepithel vorkommende Vakuolen, welche eine wasserklare Flüssigkeit mit einem oder mehreren festen Körpern enthalten. Von Vitalfarbstoffen wird die Vakuolenflüssigkeit nur schwach oder gar nicht gefärbt, *die festen Konkremente dagegen färben sich gewöhnlich stark*. Die Exkretvakuolen unterscheiden sich also in vielen Punkten von den Nahrungsvakuolen, welche gewöhnlich völlig definierbare Nahrungspartikel enthalten, die sich stark mit Vitalfarbstoffen färben. Während die Nahrungsvakuolen im Hungerzustande verschwinden, nimmt dagegen die Anzahl und die Grösse der Exkretvakuolen zu und sie können bei längerem Hungern schliesslich die Darmzellen vollkommen ausfüllen. Ähnliche Inanitionspänomene wurden von WALLENGREN (1902) bei *Paramaecium* beschrieben. Die festen Exkretprodukte können, wie auch ST. HILAIRE (1910) hervorhebt, ein recht wechselndes Aussehen haben. Sehr oft sind sie sphärisch, mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet oder vom Rande her eingeschnürt. Auch rhombische Prismen, nadelförmige Kristalle oder mehr unregelmässige Kristalldrüsen kommen nicht selten vor. Bei jungen Tieren, welche nach dem Verlassen des Kokons längere Zeit ohne Nahrung gehalten worden waren, habe ich eine sehr starke Vermehrung derartiger fester Exkretprodukte beobachtet. (Vgl. Textfigg. 1 a—b, 5 j¹).

Was die chemische Zusammensetzung dieser Exkretgebilde betrifft, so können wir uns nur auf unsichere mikroanalytische Resultate stützen. ST. HILAIRE (l. c.) fand, dass die Kristalle sich in Wasser, Alkohol oder Äther nicht lösen; in kochendem Wasser lösen sie sich besser, aber beim Abkühlen werden die Kristalle wieder gebildet. Ferner lösen sie sich in Säuren (H_2SO_4 , HCl , HNO_3) und in Alkalien (nicht in Ammoniak, der statt dessen eine kristallisierende Vereinigung mit ihnen bildet). Auf Grund dieser Reaktionen hält es ST. HILAIRE für wahrscheinlich, dass die Exkretkristalle aus Purinbasen bestehen, obgleich sie z. B. für die Murexidprobe keinen deutlichen Ausschlag geben. Bei Zusatz von H_2SO_4 wurden typische grosse

¹ Über die Ähnlichkeit dieser Darmkonkremente mit den Nephridialkonkrementen bei anderen Evertibraten und gewissen Harnsäurederivaten bei den Vertebraten siehe das Folgende.

Gipskristalle erhalten, weshalb man annehmen kann, dass Ca mit den N-haltigen Abfallsprodukten verbunden ist.

Gegen die Deutung St. HILAIRE's kann eingewendet werden, dass die Kristalle doch, wie man in vielen Fällen beobachten kann, als Dekompositionsprodukte von Fetttropfen entstehen, und dass daher die Annahme begründet ist, dass sie teilweise auch aus Fettsäurederivaten bestehen. Übrigens kann man ja daran denken, dass ihre Zusammensetzung etwas wechselt (vgl. die wechselnde Kristallform).

Man kann sich fragen, wie das oft auffallend starke Wachstum der Vakuolenkonkremente erklärt werden kann. In der Tat muss man wohl einen *Import von gelösten Exkretsubstanzen aus den den Darm umgebenden Geweben* mit in Berechnung ziehen¹. Bei Hungertieren, wo die dissimilatorischen Prozesse überwiegen und die auf diese Weise im Darmepithel gebildeten Dissimilationsprodukte nicht länger abgeführt werden können (da der Defäkationsakt aufgehoben ist), finden wir daher, dass das Darmepithel von Massen solcher festen Konkremeente erfüllt ist. Bei gefütterten Tieren werden diese Konkremeente ja nach und nach bei den Defäkationen entfernt. Dadurch kommen bei den letzteren noch einige weitere Faktoren hinzu, welche bei der Drainierung des Körpers mitwirken. Erstens tragen die beim Defäkationsakt einsetzenden kräftigen Muskelkontraktionen sicherlich in hohem Grade zur Mischung der Gewebsflüssigkeiten bei. Die lokal gebildeten gelösten Dissimilationsprodukte, die sicherlich nur äusserst langsam diffundieren (beachte auch die »wabenförmige« Struktur des Parenchyms) kommen dadurch in rascheren osmotischen Kontakt mit dem Darmepithel. Zweitens dürfte der Darm (sowohl das Epithel als auch das Lumen) bei diesen Tieren wenigstens nach jeder Defäkation eine schwächere Konzentration von Dissimilationsprodukten enthalten als die Gewebe der Umgebung. Infolge des Konzentrationsfalles werden dann neue Mengen von Exkretstoffen in das Darmepithel hineindiffundieren. Wir haben demnach das Recht zu erwarten, dass *die Dissimilationsprodukte bei gefütterten Tieren rascher und vollständiger entfernt werden als bei Tieren, welche hungern*.

Der ganze Verlauf der Exkretion von Farbstoffen deutet darauf hin, dass er im Grossen und Ganzen in der gleichen Weise vor sich geht wie die Exkretion der normalen Exkretionsprodukte. Nur der eine Unterschied liegt vor, dass die Farbstoffe oft im Parenchym ausgefällt werden, wo die normalen Exkretionsprodukte nur seltener abgelagert werden. Dies dürfte darauf beruhen, dass, wie früher gezeigt wurde, die Plasmablasen eine besonders starke Anziehungskraft auf gewisse Vitalfarbstoffe ausüben. Aber dass auch in diesem Falle die eingeführten Fremdkörper (Farbstoffe) durch den Darm ausgeschieden wurden, ging aus den früher angeführten Experimenten zur Genüge hervor. — *Der Darm muss also als ein wichtiges oder richtiger gesagt als das einzige stärker wirksame Exkretionsorgan angesehen werden.*

¹ Vgl. S. 70.

B. Die Exkretion bei den Rhabdocölen.

1. *Stenostomum leucops* (ANT. DUG.).

Die Tiere färben sich schon bei äusserst geringen Konzentrationen der meisten Vitalfarbstoffe stark. Das gilt besonders für das Epithel.

Nach Behandlung mit *Neutralrot* zeigen die Tiere folgendes Färbungsbild.

Im Epithel färben sich die Rhabditen und Körner intensiv rot. Die ausgeprägte Fähigkeit der Rhabditen basische Vitalfarbstoffe aufzunehmen ist für *Stenostomum* ausserordentlich charakteristisch. Dagegen geben die Rhabditen nicht die sonst gewöhnliche braunschwarze Farbenreaktion mit Jodjodkalium.

Die Wimpergruben sind gewöhnlich ungefärbt oder zeigen nur eine schwache, netzförmige, hellrote Zeichnung.

Die Art und Weise, wie der Darm sich färbt, wurde schon früher besprochen (Teil I, S. 70).

In der von spärlichen Mesenchymfäden durchzogenen Körperhöhle findet man grosse rote Klumpen oder Körneraggregate, entweder frei oder in rundliche oder etwas unregelmässige Zellen eingeschlossen (bis zu ca. 20 μ im Durchmesser). Gewöhnlich liegen diese Zellen speziell im Vorderende angehäuft. (Textf. 10, a).

Das Wassergefässsystem nimmt kein *Neutralrot* auf, auch nicht die übrigen angewandten basischen Vitalfarbstoffe (Methylenblau, Brillantkresylblau, Nilblau, Bismarkbraun u. a. m.).

Wesentlich anders gestaltet sich das Färbungsbild bei Färbung mit *Alizarin* (vgl. Textf. 10, b—c). Dieser Farbstoff wird von den Rhabditen und Epithelkörnern nicht aufgenommen und lässt daher das Epithel ungefärbt. Dagegen wird *Alizarin* von den Exkretzellen des Darms (S. 65—66), von gewissen Mesenchymzellen (bis zu 20—25 μ im Durchmesser) sowie von einem Teile des Wassergefässsystems aufgenommen; auch das Schleimsekret an der Innenseite des Pharynx färbt sich mehr oder weniger intensiv. Die die Farbe aufnehmenden Mesenchymzellen findet man oft in grossen Mengen im Vorderende oder ringsum den Darm herum; sie unterscheiden sich nur ihrer Lage nach von den Exkretzellen des Darms, mit denen sie offenbar in einem nahen Zusammenhange stehen.

Es ist demnach klar, dass das Mesenchym bei *Stenostomum* Atrocyten mit verschiedenen spezifischen Charakteren einschliesst: die einen haben ein besonders starkes Speicherungsvermögen für *Neutralrot*, *Methylenblau* u. s. w., andere haben eine starke Affinität zu *Alizarin*. Diese Atrocyten können mit oft massenhaft im Parenchym vorkommenden, runden oder unregelmässigen Zellen identifiziert werden, welche oft etwas gelbliche, halbfeste Körner oder Klumpen in wechselnder Menge enthalten. Ein Teil dieser Zellen sitzt einzeln oder in Klumpen unter dem Epithel oder auf dem Darne (Darmexkretocyten), nicht selten auch auf den Wassergefässen. Andere flottieren frei und werden bei Muskelkontraktionen nach der einen oder der anderen Richtung hin gepresst. Der Inhalt der *Neutralrotatrocyten* ist in Alkalien

(NaOH, Ammoniak u. s. w.) leicht, in Säuren dagegen schwer löslich (sogar in 25 %iger HCl); im Gegensatz dazu ist der Inhalt der Alizarinatocyten in Säuren leicht, in Alkalien dagegen schwer löslich (vgl. S. 65).

Die Atrocyten sind also Exkretzellen, welche wenigstens teilweise verschiedenartige

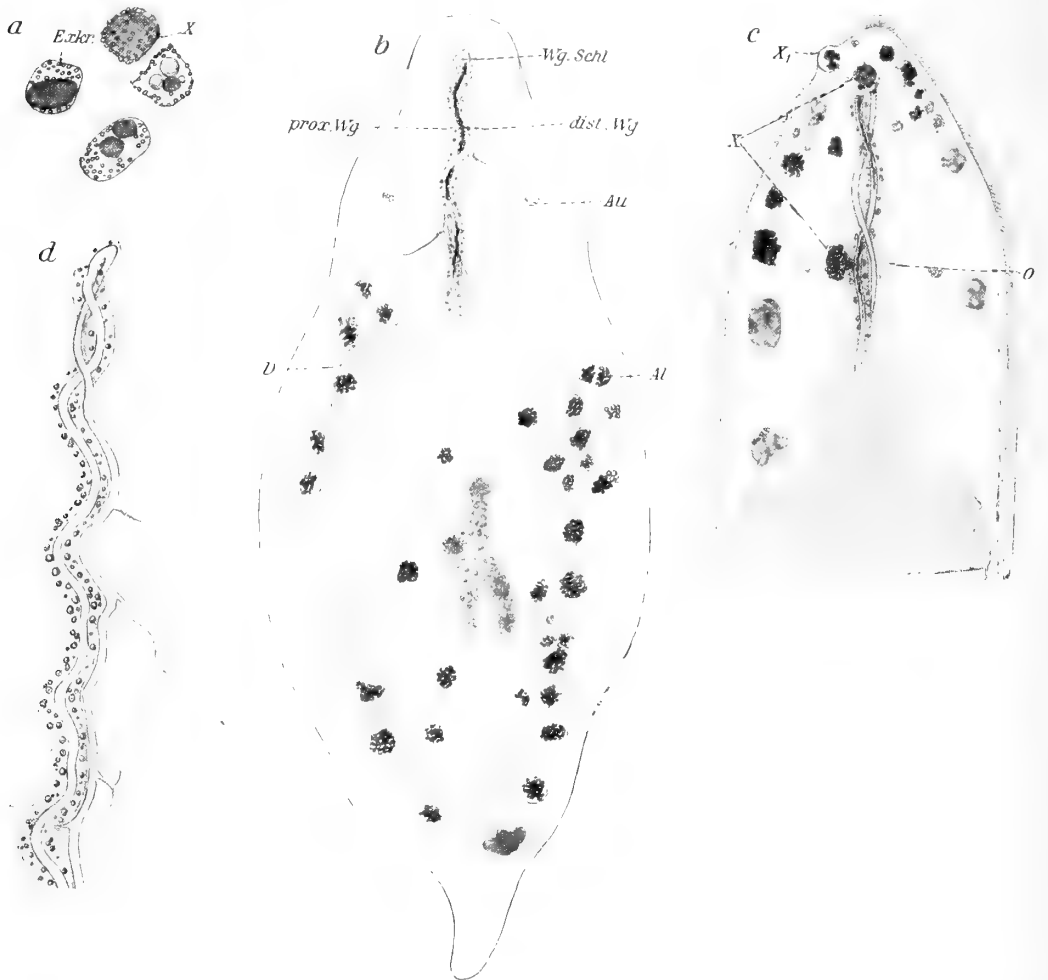


Fig. 10.

Stenostomum leucops. *a*: Neutralrotatocyten (*Exkr.* Exkretkörner, *X* Farbenklumpen). — *b—c*: Nach Alizarinfärbung (*Al.* Alizarinatocyten, *Au.* Auge, *D.* Darm, *dist. Wg.* distaler Schenkel des Wassergefäßsystems, *O.* Mund, *prox. Wg.* proximaler Schenkel des Wassergefäßsystems, *Wg. Schl.* Wassergefäßschlinge, *X, X₁* Alizarinatocyten). Nur der vordere Teil des Wassergefäßsystems eingezeichnet. Im Darne des Tieres bei *b* durchscheinende Alizarinklumpen. — *d*: Wassergefäßschlinge mit Konkrementen.

Exkretstoffe enthalten. Ihrem Aussehen nach unterscheiden sie sich im übrigen kaum von einander (die Darmexkretocyten enthalten jedoch immer feste und lichtbrechende Körner, während der Exkretinhalt der Neutralrotatocyten meistens mehr halbflüssig ist). Wenn man die Tiere zuerst mit einer Neutralrotlösung und dann mit Ali-

zarin färbt, so kann man eine Färbung sowohl der Neutralrot- als auch der Alizarin-atrocyten erhalten; die ersteren sind rot, die letzteren intensiv dunkelblau gefärbt.

Der Entfärbungsprozess wurde bei einerseits mit Neutralrot, andererseits mit Alizarin gefärbten Tieren studiert.

Gegen 50 grosse *Stenostomum*-Exempl. wurden 24 Stunden lang in schwacher Neutralrotlösung vital gefärbt und dann in reines Wasser überführt, welches wiederholt gewechselt wurde; schliesslich kamen sie in reines Wasser, dem einige mit Rotatorien reichlich besetzte Wassergewächse (Nahrungssubstrat) zugesetzt worden waren.

Es ergab sich, dass nach 7 Tagen die meisten Tiere weiterhin stark gefärbt waren. Die Neutralrotatrocyten wie früher gefärbt (bisweilen blasser rot). Die rotgefärbten Rhabditen stellenweise verschwunden und durch ungefärbte ersetzt.

Nach 18 Tagen waren alle Tiere deutlich blasser. Die Neutralrotatrocyten bei den meisten weiterhin mehr oder weniger stark gefärbt. Das Epithel stark entfärbt.

Nach 24 Tagen waren die meisten Exempl. makroskopisch farblos. Die Neutralrotatrocyten deutlich blasser oder entfärbt. Bei einigen Exemplaren enthielten die unteren Pharyngealzellen rote Körner, welche ringsum den Pharynx, bei seinem Übergange in den Darm, eine schmale, ringförmige Zone bildeten.

Nach 32 Tagen enthielten die Tiere nur unbedeutende Farbreste, vor allem im Vorderende, wo eine Anzahl noch schwach gefärbter, hellroter Atrocyten beobachtet wurde.

Aus den Neutralrotversuchen geht einerseits hervor, dass man keine deutlichen Lageveränderungen der Neutralrotatrocyten beobachten kann, andererseits dass die Entfernung des Farbstoffs aus den Atrocyten hauptsächlich durch Diffusion erfolgen dürfte. Wohl habe ich in einigen Fällen Atrocyten beobachtet, deren Inhalt in Körnchen oder nadelförmige kleine Körper zu zerfallen schien, welche mit den eben genannten Epitheleinschlüssen Ähnlichkeit zu haben schienen; aber im grossen und ganzen dürften die Atrocyten intakt bleiben. Eine amöboidartige Einwanderung von Atrocyten in das Epithel oder in den Darm habe ich nicht beobachtet. Dagegen bin ich stark dazu geneigt, die Farbenverringerung in den Atrocyten mit dem Farbenabsorbtiionsvermögen der Rhabditen in Zusammenhang zu stellen. Dieses ist zweifellos bedeutend grösser als das der Atrocyten. Wenn die ursprünglichen, mit Farbe gesättigten Rhabditen ausgestossen und durch neue ersetzt werden, so müssen die letzteren also Farbstoff von den Atrocyten absorbieren, welche ihrerseits deutlich nach und nach entfärbt werden. Es ist charakteristisch, dass die Rhabditen im Vorderende (der »Nasenspitze«) die Färbung längere Zeit behalten als in anderen Teilen des Epithels; die Neutralrotatrocyten liegen ja auch in der Regel hier speziell angehäuft. Wenn man untersucht, was die Ursache für die fleckweise Entfärbung des Epithels ist, so findet man auch sehr oft Neutralrotatrocyten in grösserer oder geringerer Zahl unmittelbar unter den gefärbten Teilen, während sie unter den entfärbten Epithelpartien fehlen.

Man könnte daran denken, dass auch der Darm einen Teil des Farbstoffes aus den Atrocyten aufnimmt. Die Farbenabsorbtiion würde mit der Entstehung von assimilatorischen und dissimilatorischen Produkten mit einem starken Speicherungsvermögen für Neutralrot in Zusammenhang stehen können. Wir haben gesehen, dass die Körner und Vakuolen der Darmepithelzellen Vitalfarbstoffe zu speichern vermögen (S. 70, 71). Wir haben indessen auch gesehen, dass die ersteren zum grossen

Teile fettsäurehaltige Assimilationsprodukte der extrazellulär vor sich gehenden Digestion sind und sich früher oder später zu dem grossen zentralen Öltropfen vereinigen. Wenn diese in Neutralfett umgewandelt werden, muss ihr Lösungsvermögen für Farbstoffe sich verringern; der sich ausdifferenzierende Farbstoff kann wiederum in neuen fettsäurehaltigen Körnern gespeichert werden. Es ist mit anderen Worten schwer sich vorzustellen, dass die letzteren eine Farbenexkretion vermitteln könnten. Die Vakuolen dürften dagegen wohl wenigstens zum Teile ihren Inhalt in das Darmlumen entleeren. Sie scheinen jedoch bei der Farbenexkretion kaum eine grössere Rolle zu spielen. Ein Vergleich zwischen der Geschwindigkeit der Entfärbung in den Nahrungs- und in den Hungerkulturen zeigt keine deutlichen Unterschiede hinsichtlich der Farbenexkretion. Die Hungertiere werden innerhalb von ungefähr der gleichen Zeit entfärbt wie die gefütterten Tiere.

Nicht selten beobachtet man einen oder den anderen Neutralrotatocyten, der dem median verlaufenden Wassergefässstamm aufsitzt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch auf diesem Wege ein Teil des Farbstoffes aus dem Körper entfernt werden könnte. Ich habe jedoch niemals gesehen, dass die Wassergefässwände selbst oder ihre Körner und Vakuoleneinschlüsse sich mit Neutralrot färbten.

Die Farbenexkretion verläuft bei den mit Alizarin gefärbten Tieren sehr rasch; dieses Verhalten steht im Gegensatz zu dem, was nach unseren Feststellungen bei der Färbung mit Neutralrot der Fall ist. Schon innerhalb eines oder zweier Tage sind die Tiere wieder vollständig farblos. Der Farbstoff wird wahrscheinlich auf mehreren Wegen entfernt, vor allem jedoch durch den Darm. Wenn man die Tiere nach der (ca. zweistündigen) Färbung in reines Wasser überführt, so kann man leicht beobachten, wie grosse, dunkelblaue Körnerklumpen sich im Darmlumen anzuhäufen beginnen (Textfig. 10, b). Dabei verschwinden zuerst die Alizarinatocyten ausserhalb des Darmes und schliesslich auch die intensiv gefärbten Exkretzellen der Darmwand. *Daraus geht hervor, dass die Alizarinatocyten in der Richtung gegen den Darm zu wandern* — wahrscheinlich im Anschlusse an die spärlichen Bindegewebszüge —, *sich zwischen die Darmepithelzellen eindrängen und in das Darmlumen eintreten oder ihren Exkretinhalt in dasselbe entleeren*. Wir können sagen, *dass die Darmexkretocyten Alizarinatocyten sind*, die im Begriffe stehen das Darmepithel zu durchwandern¹. Infolge dessen können die ersteren im Verhältnis zu dem übrigen Darmepithel in verschiedenen Schichten vorkommen: vollkommen extraepithelial, teilweise oder ganz intraepithelial. Es kommt vor, dass die Darmexkretocyten vollständig fehlen; in solchen Fällen zeigt es sich nach der Behandlung mit Alizarin, dass die Alizarinatocyten häufig an anderen Stellen (besonders in der Schnauzenpartie) angehäuft liegen, aber in der Umgebung des Darms nicht vorkommen.

In anderen Fällen entleeren die Alizarinatocyten ihren Exkretinhalt durch das Wassergefässsystem. Dies gilt wenigstens für einen Teil der ringsum die präga-

¹ Es scheint, als ob die Belastung mit dem Alizarinfarbstoff die Durchwanderungsgeschwindigkeit der Atocyten verstärkt, denn es ist wohl kaum wahrscheinlich, dass die exkretorischen Prozesse unter gewöhnlichen Verhältnissen so schnell verlaufen wie bei den Alizarinversuchen.

strale Partie des Wassergefässsystems angehäuften Atrocyten. Diese kommen oft mehr oder weniger dicht angesammelt vor und sitzen bisweilen deutlich auf dem nach hinten verlaufenden Schenkel (dem Hauptstamm) des Wassergefässsystems fest, niemals dagegen auf dem nach vorne verlaufenden, etwas schmaleren distalen Schenkel oder auf dessen Zweigen (Textfig. 10 *c*, bei X). Im Lumen des ersteren beobachtet man sehr oft dunkelblaue Alizarinflocken oder -körner, die gewöhnlich lange, zusammenhängende Pfropfen im Vorderende bilden (vgl. Textfig. 10, *b—c*) und bisweilen auch in dem übrigen Teile des Hauptstammes vorkommen, bis zu dem in der Nähe des hinteren Körperendes gelegenen Mündungsporus des Wassergefässsystems. Auch auf dem hinteren Teile des Hauptschenkels kann man bisweilen festsitzende Alizarinatrocyten beobachten.

Man findet, dass die Alizarinpfropfen sehr lange Zeit im Lumen der Wassergefäße liegen können, bevor sie entfernt werden. Bei einem unmittelbar nach der Färbung isolierten Tiere fanden sich grosse Pfropfen noch mehrere Tage später vor (die Alizarinatrocyten verschwunden).

Aus den Alizarinversuchen scheint hervorzugehen, dass der nach hinten verlaufende Schenkel des Wassergefässsystems und vor allem der vordere (prägastrale) Teil desselben eine aktiv exkretorische Wirksamkeit ausübt, die sich darin äussert, dass er alkalische (oder jedenfalls nicht saure) Exkretstoffe aufnehmen und dieselben dann an die im Lumen befindliche Flüssigkeit abzugeben vermag. Dieses Resultat stimmt in der Tat sehr gut mit der Vorstellung überein, die wir uns auf Grund der Struktur des Wassergefässsystems von dem Exkretionsmechanismus machen können. Der nach vorne verlaufende, etwas schmalere Schenkel (dist. Wg. in Textfig. 10 *b*) hat ebenso wie seine Zweige vollständig hyaline, nicht verdickte Wände und enthält keine Vakuolen oder Konkreme; dieser Teil erwies sich auch bei der Exkretion sowohl von Neutralrot, als auch von Alizarin als vollständig inaktiv. Der nach hinten verlaufende, unverzweigte Hauptschenkel (prox. Wg.) hat dagegen ziemlich stark verdickte Wände, in denen wir häufig Konkreme und Vakuolen finden, bisweilen in grossen Mengen, besonders in dem prägastralen Teile (Textfig. 10, *d*). Bei vielen Tieren finden wir nur Konkreme oder nur Vakuolen; sie können jedoch gleichzeitig vorkommen. Die Vakuolen können nach der Färbung mit Alizarin reichlich blaue Körner enthalten. Wie die Farbpartikel und die festen Körner entfernt werden wissen wir nicht; die Alizarinausflockung in den Kanälen zeigt indessen, dass das Kanalepithel ein stark konzentriertes Sekret absondert, welches, wie man annehmen kann, unter normalen Exkretionsbedingungen aus den Exkretstoffen gebildet werden kann, aus welchen die Konkreme bestehen. In der Tat findet man bisweilen feste, einfache oder zusammengesetzte Konkreme auch in den Kanälen, *aber nur in dem prägastralen Teile des Hauptschenkels* (in einem Falle wurde ein solches Konkremet von ca. 10 μ Diam. beobachtet!). Wahrscheinlich hatte das abgegebene Sekret bei solchen Gelegenheiten eine abnorm konzentrierte Beschaffenheit. Diese Konkreme sind ebenso wie die festen Körner der Alizarinatrocyten und der Wassergefässwände in Säuren leicht löslich.

Ich will schliesslich noch darauf hinweisen, dass die Alizarinatrocyten bisweilen auch in das Körperepithel auswandern und auf diesem Wege ihren Exkretinhalt abgeben zu können scheinen. In Textfig. 10 *b* habe ich eine der wenigen Beobachtungen dargestellt, die ich hierüber machen konnte; der bei X_1 sichtbare Atrocyt platzte während der Beobachtung und entleerte seinen Inhalt nach aussen. Dieser Auswanderungsweg scheint jedoch nur bei besonders starker Anhäufung von Atrocyten im Vorderende in Anspruch genommen zu werden.

Zusammenfassung. Im Mesenchym von *Stenostomum* kommen zwei verschiedene Arten von farbenspeichernden Zellen vor: Neutralrotatrocyten und Alizarinatrocyten. Die ersteren speichern ausser Neutralrot alle gewöhnlichen basischen Vitalfarbstoffe, die letzteren dagegen nur Alizarin. Beide Arten von Atrocyten enthalten Exkretstoffe, welche mehr oder weniger körnige Massen bilden. Lösungsmitteln (Säuren, Basen) gegenüber verhalten sich diese Exkretprodukte in entgegengesetzter Weise: die der Neutralrotatrocyten sind in Alkalien, die der Alizarinatrocyten in Säuren leichter löslich. Die Neutralrotatrocyten scheinen selbst nicht in der Richtung gegen eines der exkretorischen Gewebe (Darm, Wassergefässsystem, Epithel) zu wandern; dagegen dürfte wenigstens ein Teil ihrer löslichen Exkretstoffe von gewissen Epitheleinschlüssen (vor allem den Rhabditen) gesammelt und mit diesen durch Hautexkretion entfernt werden. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass die Neutralrotatrocyten unter gewissen chemischen Umsetzungsprozessen in Alizarinatrocyten umgewandelt werden können. Die letzteren sind ausgeprägte Wanderzellen, welche ihren Exkretinhalt entweder durch den Darm oder durch das Wassergefässsystem abgeben. Auf dem erstgenannten Wege wird die Hauptmenge aller Alizarinatrocyten entfernt. Die Darmexkretocyten (»die braunen Drüsen«) sind nichts anderes als Alizarinatrocyten, welche im Begriffe stehen das Darnepithel zu durchwandern. Ein Teil der Alizarinatrocyten, besonders die prägastral gelegenen, entleeren ihren Exkretinhalt durch das Wassergefässsystem, u. zw. durch den nach hinten verlaufenden Hauptschenkel¹. Dieser erweist sich übrigens als der einzige aktiv exkretorische Teil des Wassergefässsystems (in den verdickten Wänden zahlreiche Vakuolen und Konkreme; die letzteren bisweilen auch im Lumen). Die Exkretionswirksamkeit ist in der vorderen, prägastralen Partie desselben besonders stark. Unter gewissen Bedingungen (bei abnorm starker Ansammlung von Exkretsubstanzen in den Alizarinatrocyten?) scheint auch Hautexkretion vorkommen zu können.

2. *Mesostoma lingua* (ABILDG.).

Nach Vitalfärbung mit *Neutralrot* findet man vor allem die pigmentführenden Bindegewebszellen intensiv gefärbt. Der Farbstoff wird sowohl von den Pigmentkörnern selbst, als auch von Klumpen, Tropfen, Körnern und Konkrementen in den Zellen aufgenommen.

¹ Der Farbstoff (wie auch Exkret) wird gewiss auch durch Diffusion, unabhängig von atrocytären Wanderzellen aufgenommen, denn Farbausflockungen kommen in den Kanälen vor, auch wenn keine Alizarinatrocyten ringsum die letzteren liegen (vgl. Textfig. 10 *b*).

Die Stäbchendrüsen des Mesenchyms und ihre in das Vorderende mündenden Ausführungsgänge (»Stäbchenstrassen») enthalten meistens gefärbte Sekretkörner.

Teile des Verdauungsapparates, vor allem die lateralen Pharyngealdrüsen mit ihren Ausführungsgängen (vgl. Teil I, S. 59) und gewisse grosse Vakuolen in den Darmzellen färben sich gleichfalls stark, ebenso auch Körner und Konkremente im Darmepithel.

Schliesslich beobachtet man hier und da auf dem Wassergefässnetz — wenigstens bei älteren Tieren — Ansammlungen von kleinen, stark violetten Tropfen, welche besonderen, auf den Kanalwänden liegenden atrocytären Mesenchymzellen angehören, die mit den Pigmentzellen in Verbindung stehen (T. II, Fig. 9, 10).

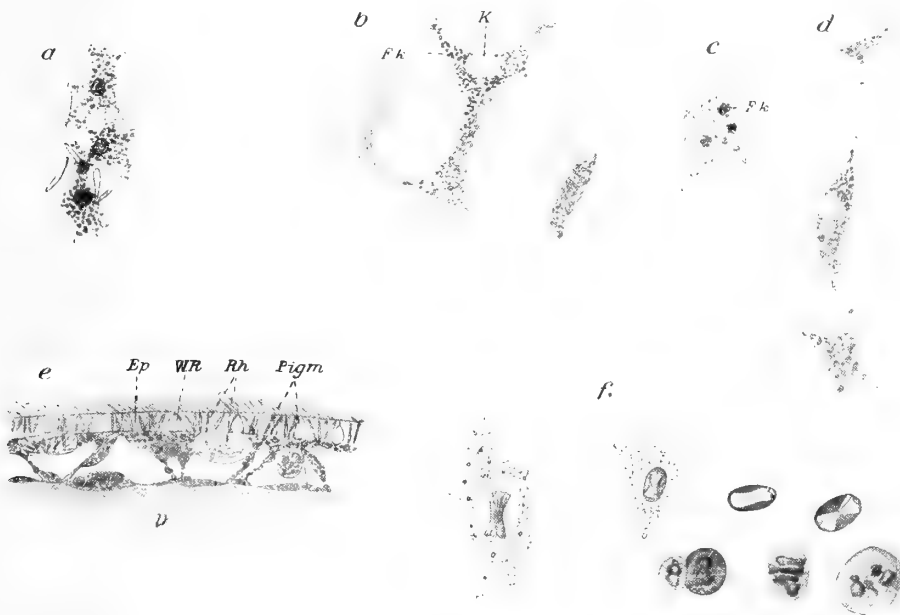


Fig. 11.

a: Pigmentzellen von *Mesostoma lingua* (Methylenblau). — *b—d*: Pigmentzellen von *M. ehrenbergii* (Brillantkresylblau). *F. k.* Farbkörner, *K.* Kern. — *e*: Teil des Körpers mit pigmentiertem Bindegewebe (*M. lingua*). *D.* Darm, *Ep.* Epithel, *Pigm.* pigmentiertes Bindegewebe, *Rh.* Rhabditen (adenale und dermale), *W. R.* wasserklarer Raum. — *f*: Pigmentzellen und Exkretkörper aus dem Pigmentnetz von *Dalyellia cuspidata* (Neutralrot).

Methylenblau färbt beinahe ausschliesslich die Pigmentzellen, aber gibt mehr distinkte Färbungsbilder als Neutralrot. Während der letztere Farbstoff die ganze Pigmentzelle durchtränkt, konzentriert sich die Methylenblaufärbung auf die geformten Bestandteile der Zelle, also die Pigmentkörner, Vakuolen u. s. w. (Textfig. 11, *a*, vgl. auch *b—d*). Man kann diese Zellen auf Grund ihrer ausgeprägt atrocytären Eigenschaften leicht nachweisen, auch wenn sie kein Pigment enthalten oder wenn dieses nur unvollständig ausgebildet ist. Bei eben ausgeschlüpfen, voll-

kommen farblosen Exemplaren konnte ich nach Behandlung mit Methylenblau (6-stündige Färbung in schwacher Lösung) ein besonders schön hervortretendes Netz von kleinen, blauen Tropfen beobachten, die ebenso angeordnet waren wie in den Pigmentzellen bei erwachsenen Exemplaren.

Man erhält mit diesen Vitalfarbstoffen auch sehr schöne Bilder von den Verzweigungsformen der Pigmentzellen. Die Pigmentzellen kommen in verschiedenen Schichten vor. Einerseits bilden sie ein subepitheliales Netz, andererseits liegen sie auf der Darmwand, und schliesslich spannen sie sich mit verzweigten Strängen quer durch die ziemlich geräumige Periviszeralhöhle aus, wobei sie Darm und Hautmuskelsack mit einander verbinden (Textfig. 11 e). Man findet auch freie, flottierende Pigmentzellen in der Leibeshöhle.

In den Pigmentzellen lernen wir also Zellen kennen, die in besonders hohem Masse die Fähigkeit besitzen gelöste Farbstoffe zu speichern, d. h. sie sind wirkliche Atrocyten¹.

Nach LUTHER (1904) sind die Pigmentzellen ihrem Ursprung nach Bindegewebszellen, die in ihrem Protoplasma Pigment abgelagert haben. Ebenso wie die Bindegewebszellen können sie daher in wechselnden Formen vorkommen, einerseits als verzweigte, mit einander anastomosierende, andererseits als freie, in Maschenräumen flottierende Zellen. Von der Pigmententwicklung bei der nahestehenden *Mesostoma Ehrenbergii* gibt uns LUTHER eine gute Vorstellung. Ein Vergleich zwischen den Pigmentzellen bei jungen Tieren ergibt, dass das Pigment zuerst in Form von kleinen, gelblichen Körnchen in den Ausläufern der Mesenchymzellen auftritt und sich dann in zentripetaler Richtung ausbreitet, wobei ungünstige äussere Verhältnisse die Pigmentbildung stark begünstigen. »Bei dieser Zunahme des Pigments lässt sich Schritt für Schritt verfolgen, wie die zuerst vorhandenen Anhäufungen sehr feiner Körnchen an Ausdehnung zunehmen, wie die Körnchen zu grösseren Körnern und Klumpen verschmelzen und immer weiter gegen den Kern vordringen, bis die ganze Zelle mit Ausnahme des Nucleus davon erfüllt ist. In diesem Stadium sind besonders die Ausläufer vielfach durch die Pigmentklumpen ausgebuchtet und zeigen schon bei schwacher Vergrösserung eine grobe Körnelung. Häufig treten auch Vakuolen auf, die ein oder mehrere Körnchen enthalten.»

In ähnlicher Weise dürfte die Pigmententwicklung bei anderen pigmentierten Formen vor sich gehen, bei denen man oft die Zunahme der Pigmentierung mit zunehmendem Alter verfolgen kann (z. B. bei *Strongylostoma radiatum*).

LUTHER diskutiert ferner die Herkunft und die Bedeutung der Pigmentkörner. Sind sie Produkte, welche in den Mesenchymzellen selbst entstehen oder werden sie an einer anderen Stelle gebildet? In den Vakuolen der Darmzellen kommen ganz ähnliche Körner vor, oft in grosser Zahl. Man könnte sich daher vorstellen,

¹ Auch andere basische Vitalfarbstoffe, z. B. Brillantkresylblau und Bismarkbraun werden mit Begehrlichkeit von den Pigmentzellen aufgenommen; dies ist dagegen mit Trypanblau, Erythrosin u. a. sauren Farbstoffen nicht der Fall. Alizarin färbt nur das Schleimsekret im Pharynx (nicht die Pigmentzellen oder Teile des Wassergefässsystems).

dass die Pigmentkörner als Abfallsprodukte in den Darmzellen entstanden und sekundär in das Mesenchym ausgewandert sind, wo sie entweder für ständig gespeichert oder auch durch das Epithel hinaus transportiert werden können, wie BÖHMIG (1890) bei den Allöocölen zu finden glaubte. LUTHER hält jedoch diesen Entwicklungsgang für wenig wahrscheinlich. »Denn wollte man annehmen, dass, sei es auch nur ein Teil der festen Abfallsprodukte der intrazellularen Verdauung als Exkretionskörnchen aus dem Darm in das Mesenchym gelangen, so müsste dieses bei der Gefrässigkeit unsrer Tiere auch unter den günstigsten Lebensbedingungen sehr bald von Pigment erfüllt werden, falls letzteres nicht auf dem einen oder dem andern Wege entfernt wird.« Dass die Pigmentkörnchen, wie BÖHMIG (l. c.) glaubt, aufgelöst und als nicht färbbarer Schleim durch die im Epithel liegenden »wasserklaren Räume« (Textfig. 11 e, *WR.*) abtransportiert werden sollten, hält LUTHER für nicht sehr wahrscheinlich. Er kommt daher zu dem Schlusse, dass die Pigmentkörnchen nicht aus dem Darne stammen, sondern in den Mesenchymzellen selbst gebildete, feste Exkretionsprodukte sind. Als Stütze hiefür hebt er die besonders starke Pigmentierung in der Umgebung von Organen mit lebhaftem Stoffwechsel hervor, z. B. der Uteri, der Hoden und Dotterstöcke.

Wie wir sehen, fasst LUTHER das Pigment als ein Abfallsprodukt auf; dieses exkretorische Pigment kann nach diesem Verf. in jeder Mesenchymzelle gebildet werden. Es dürfte in diesem Zusammenhang am Platze sein darauf hinzuweisen, dass das, was bei den Turbellarien als Pigment beschrieben zu werden pflegt, die heterogensten Dinge zu umfassen scheint, angefangen von unzweifelhaftem Pigment bis zu allen möglichen Tropfen, Körnchen und Konkrementen, soweit diese in der einen oder der anderen Weise gefärbt sind. Der Pigmentbegriff hat auf diese Weise eine unerlaubt weite Ausdehnung erhalten. Es ist allerdings richtig, dass in Zellen, welche Pigment enthalten, daneben auch Einschlüsse der eben genannten Art vorhanden zu sein pflegen und dass die letzteren aller Wahrscheinlichkeit nach teilweise in Pigment umgesetzt werden können. Sie enthalten jedoch sicherlich auch Stoffe, welche mit wirklichen Exkreten näher verwandt sind. Beweise dafür fehlen nicht. Bei der pigmentierten Form *Dalyellia cuspidata* nehmen die Pigmentzellen ebenfalls Vitalfarbstoffe auf. Ausser feinkörnigen Pigment enthalten die Zellen hier oft grössere Blasen, die sich mit Neutralrot intensiv färben. In diesen Blasen kommen unregelmässige Klumpen und Konkremeute vor, ausserdem aber *nicht selten grosse (bis zu ca. 5 μ lange), klare Exkretkristalle in stundenglasförmigen Büscheln* (Textfig. 11 f), welche stark an gewisse Harnsäurekristalle oder an die wahrscheinlich zum Teil von Calciumphosphat (nach gewissen Verfassern auch von Harnsäure) bestehenden Exkretkristalle der Protozoen erinnern (vgl. z. B. HÖBER 1920, Fig. 63, S. 228 und BURIAN 1910, Fig. 4, S. 272). Bei *Mesostoma lingua* sowie bei *M. Ehrenbergii* habe ich allerdings solche typische Exkretkristalle nicht beobachtet; es ist jedoch zweifellos, dass die stark färbbaren Blasen und Klumpen, welche man oft zusammen mit dem Pigmente beobachtet, wirklich gleichartige Abfallsstoffe enthalten.

Die Frage, welche uns in diesem Zusammenhang besonders interessiert, ist die,

ob der Exkretinhalt der Pigmentzellen in Form von permanenten Depots gespeichert oder ausgeschieden wird. Eine gewisse Handhabe für die Lösung dieser Frage können wir ohne Zweifel aus folgendem Versuche erhalten.

Gegen 60 Exempl. von *Mesostoma lingua* wurden 24 Stunden lang in einer schwachen *Neutralrot*lösung vital gefärbt. Dann wurden die Tiere in reines Wasser gebracht und auf zwei Kulturen verteilt; in der einen Kultur wurden sie jeden zweiten oder dritten Tag mit Wurmstücken gefüttert, in der anderen bekamen sie keine Nahrung. Schon nach einigen Tagen bemerkte man ein deutliches Abblassen der Tiere in den beiden Kulturen. Die Pigmentzellen waren nicht länger hellrot, sondern mehr braunrot. Nach 10 Tagen waren die Pigmentzellen bei fast allen Tieren in der Nahrungskultur entfärbt; die Hungertiere waren wohl auch deutlich entfärbt, aber lange nicht so stark als die anderen Tiere. Noch nach 26 Tagen hatten die Hungertiere einen deutlichen, wenn auch schwachen rötlichen Farbenton, der bei den gefütterten Tieren nicht beobachtet werden konnte. Als besonders bemerkenswert habe ich notiert, dass die lateralen Pharyngealdrüsen auch bei den gefütterten Tieren äusserst langsam entfärbt wurden, bedeutend langsamer als die Pigmentzellen.

Bei einem anderen Versuche wurden gegen 30 Exempl. mit *Methylenblau* vital gefärbt und dann in reines Wasser überführt. Die Pigmentzellen waren intensiv gefärbt, die Lateraldrüsen und die Vakuolen der Darmzellen (mit Ausnahme der Konkremente) dagegen beinahe farblos. Während der folgenden Beobachtungszeit, während derer die Tiere reichlich gefüttert wurden, zeigte sich keine Entfärbung. Sogar nach einer Versuchszeit von 38 Tagen konnte nicht beobachtet werden, dass die Pigmentzellen ihre Farbenstärke verloren hatten.

Was diese beiden in Kürze angeführten Versuchsserien anbetrifft, so ist es zunächst in die Augen fallend, dass sich einerseits *Neutralrot*, andererseits *Methylenblau* den Pigmentzellen gegenüber so verschieden verhalten. *Neutralrot verschwindet rasch ziemlich vollständig aus den Pigmentzellen, was bei den gefütterten Tieren rascher eintritt. Methylenblau dagegen scheint bedeutend fester an das Pigment gebunden zu werden.* Es ist möglich, dass in dem letzteren Falle wirklich eine chemische Bindung des Farbstoffes stattfindet. Wenn wir annehmen, dass *Neutralrot* dagegen nur lose absorbiert wird, so liesse sich dieser Farbstoff leicht aus den Pigmentzellen ausziehen, was bei den Diffusions- und Lösungsbedingungen, wie wir sie bei den wohlgenährten Tieren vorfinden, besonders leicht der Fall sein kann (vgl. *Dendrocoelum*).

Wie sich dies auch verhalten mag, so deuten wenigstens die *Methylenblau*-versuche mit grosser Bestimmtheit darauf hin, dass gewisse Stoffe einer permanenten Speicherung in den Pigmentzellen unterworfen sein können. Wenn wir bedenken, dass das Lebensalter der Tiere in der Natur einige Monate nicht übersteigen kann, so müssen wir aus der Tatsache, dass die Pigmentzellen ca. 6 Wochen nach der Vitalfärbung eine unabgeschwächt blaue Farbe haben, den Schluss ziehen, dass der Farbstoff nicht aus dem Körper entfernt wird. Eine Exkretion von gefärbten Partikeln durch das Körperepithel (über die »wasserklaren Räume« vgl. oben) konnte nicht beobachtet werden. Ebensowenig wurden in diesem Falle Zeichen einer Farbenexkretion mit Hilfe des Wassergefässsystems beobachtet. Da sich auch das eigentliche Pigment gefärbt hatte, so geht aus den Versuchen ausserdem hervor,

dass die Pigmentkörner selbst zu der oben genannten Kategorie von permanenten Speicherungsprodukten gehören.

Auf der anderen Seite geht aus den Neutralrotversuchen hervor, dass nicht alle Stoffe, welche von den Pigmentzellen gebildet oder in gelöstem Zustande aus den Geweben der Umgebung aufgenommen werden, einer solchen permanenten Speicherung unterworfen sind. Ein grosser Teil dieser Stoffe wird später durch den Darm aufgenommen und entfernt. Auch die Atrocyten des Wassergefässsystems spielen aber unzweifelhaft eine gewisse Rolle hierbei. Einleitungsweise haben wir schon darauf hingewiesen, dass diese Zellen Neutralrot in Form von kleinen Tropfen speichern, deren stark violette Farbe als ein Beweis für ihre ausgeprägt saure Reaktion gedeutet werden muss. Bei Tieren, welche nach der Färbung in reines Wasser überführt wurden, kann man bald körnige Ausfällungen in den Tropfen beobachten, und solche feste Farbenpartikel treten auch zwischen den Tropfen auf. Wenn man die Atrocyten bei ungefärbten Tieren untersucht, so stösst man auf die interessante Tatsache, dass sie nicht selten kleine, lichtbrechende Körner enthalten, welche bisweilen einen kontinuierlichen Belag auf einem längeren Stücke der Kanäle bilden. Wir können daraus schliessen, dass die Atrocyten nicht nur gewisse Vitalfarbstoffe, sondern auch normale Exkretprodukte zu speichern vermögen. Da die Atrocyten mit den Ausläufern der Pigmentzellen in Verbindung stehen, so können die Exkretsubstanzen, welche von den Pigmentzellen aufgenommen wurden, leicht zu den Atrocyten weitertransportiert werden. Dies erklärt vielleicht auch, warum ich bei *M. lingua* niemals solche schöne und typische Exkretkristalle in den Pigmentzellen beobachtet habe wie bei *Dalyellia cuspidata*: bei der letzteren Form habe ich dagegen keine Neutralrot speichernden Wassergefässatrocyten finden können.

Die gemachten Beobachtungen machen es meiner Ansicht nach in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Atrocyten gewisse mehr oder weniger lösliche Stoffe aus den Pigmentzellen aufnehmen und diese in Vakuolen oder Endoplasmakörnern speichern. In diesen kolloidartigen Elementen werden die aufgenommenen Exkretstoffe (Harnsäure oder Derivate derselben, Calciumphosphat?) in Lösung gehalten (vgl. S. 116—17), was gegebenenfalls von Bedeutung ist, falls sie später durch das Wassergefässsystem entfernt werden. Dass letzteres wirklich der Fall ist, dürfte daraus hervorgehen, dass auch die mit Neutralrot gefärbten Hungertiere sich sogar vollständig von dem aufgenommenen Farbstoffe zu befreien vermögen.

Zusammenfassung. Als Speicherungsstellen sowohl für die Vitalfarbstoffe als auch für die Exkretstoffe im Parenchym kommen in erster Linie die Pigmentzellen in Frage. Diese enthalten ausser reinem Pigment auch gefärbte Tropfen und Konkremente von Exkretnatur; bei anderen Formen können die Exkretstoffe grosse, typische Kristalle bilden. Alle diese Exkretablagerungen färben sich intensiv mit Vitalfarbstoffen oder entstehen in Vakuolen, welche ein starkes Speicherungsvermögen für Farbstoffe besitzen. Ein Teil der Exkretablagerungen bildet permanente Depots oder wird sekundär zu Pigment umgewandelt, ein anderer Teil wird aufgenommen

und entfernt, entweder durch den Darm oder durch besondere atocytaire Zellen mit saurer Reaktion, welche dem Wassergefässsystem angehören.

3. *Gyratrix hermaphroditus* (EHRBG).

Besonders interessante und charakteristische Resultate erhält man vor allem bei der Vitalfärbung mit Neutralrot und Alizarin.

Mit *Neutralrot* (schwache Lösung einige Stunden lang) erhält man folgendes Färbungsbild.

Im Körperepithel färben sich Sekrettropfen und Granula. Die ersteren können auch bei ungefärbten Tieren beobachtet werden, wo sie helle, fettglänzende Tropfen bilden. Die kleinen Epithelkörner ($< 1 \mu$) treten dagegen erst nach Vitalfärbung hervor; sie kommen reichlich im vorderen Teile des Körpers, ungefähr bis zur Gegend der Bursa copulatrix vor, fehlen aber im hinteren Körperende oder färben sich hier jedenfalls nicht deutlich.

Im Darm färben sich Nahrungsvakuolen, Konkremente u. s. w. stark rot. In den Schnabeldrüsen findet man oft rote Sekretkörner, desgleichen in den Drüsen, die am Übergang zwischen Pharynx und Darm einmünden, dagegen nicht in den eigentlichen Pharyngealdrüsen.

Von den Geschlechtsorganen färben sich immer die männliche Geschlechtsdrüse und die Bursa copulatrix. In den Wänden der ersteren findet man stark rote Tröpfcheneinschlüsse (bis zu 6—9 μ); bisweilen sind auch einzelne Spermien stark gefärbt. Die Bursa copulatrix färbt sich immer mehr oder weniger stark diffus rot bis violett (die Spermatophoren jedoch immer ungefärbt).

Bei der Verwendung von stärkeren Lösungen können auch andere Teile der Geschlechtsorgane Farbe annehmen, so z. B. Sekretkörner in den zur Vesicula granulorum gehörenden Körnerdrüsen; der Inhalt der Körnerdrüsenblase wird durch das gleiche Sekret bisweilen intensiv violett gefärbt. Eine feine rote Granulierung kann auch in dem Schaft des Eibehälters (des Uterus) sichtbar werden.

Der interessanteste Befund ist jedoch unzweifelhaft der, dass *in den Wänden der Wassergefässkanäle rote Tropfen* auftreten, *welche einen mehr oder weniger dichten Belag auf grossen Teilen des Wassergefässsystems bilden*. Diese Teile treten daher mit einer ausserordentlichen Schärfe hervor. T. II, Fig. 11 gibt eine Vorstellung von der Ausbildung des Tropfenbelags auf dem Wassergefässsystem der einen (der linken) Körperhälfte (von der Dorsalseite her gesehen¹).

Was den Bau des Wassergefässsystems betrifft, so liegt darüber nur eine unvollständige und ziemlich fehlerhafte Beschreibung von HALLEZ (1873) vor. Teile desselben finden wir auch in SCHULTZE's Übersichtsbild über die Organisation von *Gyratrix* in den Icones von CARUS (1857) und in einer Arbeit von SEKERA (1911).

Man weiss also, dass das Wassergefässsystem bei dieser Art durch zwei Röhren,

¹ Die Färbung tritt jedoch auf der Abbildung leider lange nicht so schön hervor wie in der Wirklichkeit.

eine auf der rechten und eine auf der linken Seite des Körpers gebildet wird; jede dieser Röhren besteht aus zwei im Grossen und Ganzen parallelen Schenkeln, welche sich vorne in der Schnabelgegend mit einander vereinigen und von hier einen kurzen, nach vorne verlaufenden Schnabelzweig aussenden. Der eine, in der folgenden Beschreibung als *proximaler* bezeichnete Schenkel verläuft unverzweigt zum Hinterende, wo er nach vorne umbiegt und mit einem ventralen Öffnungsporus mündet. Die Wände der Endstücke sind stark verdickt und bilden die sogen. Ampullen. Die Verzweigung des andern, *distalen* Wassergefässchenkels ist von HALLEZ unrichtig dargestellt worden. Wie aus meiner Abbildung hervorgeht, verläuft er bis zur Mitte des Körpers (der Pharyngealgegend) unverzweigt nach hinten. Hier gibt er einen Zweig nach vorne und einen nach hinten ab und verläuft selbst unverzweigt zur Gegend der Bursa copulatrix, wobei er sich gewöhnlich mehr oder weniger stark um den proximalen Schenkel herumwindet. Sowohl der distale Wassergefässchenkel selbst als auch seine Zweige endigen quer abgeschnitten oder mit etwas erweiterten Endstücken. Jedes derartige Endstück nimmt zwei (bis drei) feine Kapillaren auf, die sich ihrerseits mehr oder weniger regelmässig dichotomisch verzweigen, so dass schliesslich ein feines Netzwerk von Kapillaren entsteht. Nur im Hinterende sah ich diese Kapillaren mit Wimperflammen endigen.

Der Tröpfchenbelag tritt, wie die Abbildung zeigt, an einer sehr scharf begrenzten Partie des Wassergefässsystems auf; dies ist der distale Wassergefässchenkel mit seinen Zweigen von der Einmündungsstelle des Schnabelzweiges bis zu den Endstücken. Dagegen fehlen die Neutralrottropfen konstant in den Wänden sowohl der feineren Kapillaren als auch des proximalen Wassergefässchenkels.

Ringsum den nach hinten verlaufenden Zweig des distalen Schenkels beobachtet man eine Ansammlung von kleinen, dunkelvioletten Körnern, die wahrscheinlich Zellen mit atrocytären Eigenschaften angehören (vgl. T. II, Fig. 11, Atr.). Ich identifiziere diese Atrocyten mit zwei grossen, vakuolisierten Zellen, die ich an Schnittserien (Quer- und Horizontalschnitte) in der Höhe des Keimstockes beobachtet habe; an jeder Seite des Körpers (subepithelial) liegt eine derartige Zelle (vgl. Textf. 12 a; die abgebildete Zelle misst L. 21,8 μ \times Br. 9,5 μ , der Kern L. 11 μ \times Br. 7,2 μ).

Bei der Anwendung stärkerer Neutralrotlösungen können auch einzelne grosse (20—30 μ), verzweigte Bindegewebszellen mehr oder weniger intensiv gefärbt werden (Textf. 12 b). Solche Zellen finden sich ziemlich konstant sowohl an der Rüsselbasis als auch in der Gegend der Bursa copulatrix vor. Sie stehen jedoch nicht in deutlichem Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem.

Resultate, welche mit denen der Neutralrotversuche in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, werden mit *Bismarckbraun* und mit *Methylenblau* erhalten. Der letztere Farbstoff ergibt jedoch lange keine so kräftige Färbung des Wassergefässsystems, wozu noch kommt, dass gefärbte Tropfen überall in den Geweben auftreten. *Brillantkresylblau* und *Nilblau* scheinen vom Wassergefässsystem überhaupt nicht aufgenommen zu werden. Der erstere Farbstoff färbt übrigens ungefähr die gleichen Elemente wie Methylenblau. Nilblau dagegen wird nach kurzer

Zeit überall in den Geweben (Testikel, Darm, Parenchym u. s. w.) in Form von langen Kristallnadeln oder von Kristallaggregaten ausgefällt. Dieselbe Kristallbildungstendenz ist übrigens für das Nilblausulphat und -Chlorhydrat, charakteristisch (vgl. FISCHER 1910, S. 596).

Wie es scheint, ergeben Neutralrot und Nilblau ganz verschiedene Resultate. Beide werden wohl mit grösster Leichtigkeit aufgenommen und kommen anfangs diffus im Körper verteilt vor. Neutralrot wird indessen später in Zellen gespeichert, die eine spezifische Affinität zu diesem Farbstoffe haben. Gegenüber Nilblau zeigen dagegen alle Zellen ein ungefähr gleich starkes Speicherungsvermögen; es kann daher dieser Farbstoff in allen Teilen des Körpers ausgefällt werden. Andere Vitalfarbstoffe stehen mit ihren Wirkungen an der Grenze zwischen den beiden eben genannten.

Eine besondere Stellung unter den Vitalfarbstoffen nimmt das *Alizarin* ein. Wenn man die Tiere in einer Alizarinlösung verweilen lässt, so findet man nach kurzer Zeit (schon nach einer Stunde) *die beiden Wassergefässampullen intensiv dunkelviolett gefärbt* (Textf. 12, c—d). Dagegen wird der Farbstoff nicht in andere Teile des Wassergefässsystems oder von anderen Organen aufgenommen¹. Höchst auffallend ist es auch, dass die Wassergefässampullen — und nur diese — in der Regel grosse Mengen von grösseren oder kleineren, einfachen und zusammengesetzten, stark lichtbrechenden Konkrementen enthalten (Textf. 12 e).

Welche exkretionsphysiologischen Schlüsse können im Anschluss an diese kurzgefasste Übersicht über die Resultate der Färbungsversuche gezogen werden? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zuerst die Voraussetzungen für die erhaltenen Resultate näher untersuchen.

Wenn man die Entstehung der grossen, roten Tropfen oder der Vakuolen in den Wassergefässwänden während der Färbung mit Neutralrot studiert, so findet man folgendes. Nachdem die Tiere sich nach kurzer Zeit diffus gefärbt haben, treten in den Wassergefässwänden kleine, anfangs schwach gefärbte Tropfen auf. Diese nehmen rasch an Grösse zu und bekommen gleichzeitig eine mehr dunkelrote Farbe. Die Volumszunahme scheint hauptsächlich durch direktes Wachstum, teilweise aber auch durch Verschmelzung mehrerer kleinerer Tropfen zu grösseren zu erfolgen. Schliesslich beobachtet man in einer Anzahl Vakuolen Ausfällungen in Form von kleinen, dunklen Farbkörnern. Gewöhnlich geht der Durchmesser der Tropfen nicht über 3—4 μ hinaus; eine Erhöhung der Konzentration der Farbe in der Lösung führt jedoch oft zu einer entsprechenden Vergrösserung der Farbblasen (bis zu 10—15 μ), die dabei teilweise zu grossen, unregelmässigen Klumpen zusammenschmelzen, welche die Wassergefässe vollkommen überdecken können.

Beobachtungen von ganz der gleichen Art machte NIRENSTEIN (1920) bei *Paramecium*. Er fand z. B., dass gewisse kortikal gelegene Granula bei der Aufnahme von Vitalfarbstoffen — vor allem von Neutralrot — sehr stark an Grösse zunehmen

¹ Über die Färbung des Pharyngealdrüsensekretes siehe S. 56.



Fig. 12.

Gytrix hermaphroditus. *a*: Atrocyt (*Atr.*) nach vitaler Methylenblaufärbung (*Ep.* = Epithel, *K* = Kern, *X* = Methylenblaugranula). Querschnitt $1250/1$. — *b*: Bindegewebszellen nach Neutralrotfärbung. — *c*: Hinterende des Körpers nach Alizarinfärbung (*Amp.* = Wassergefässampulle, *B. cop.* = Bursa copulatrix, *Ch.* = Chitinrohr des männlichen Kopulationsapparates). — *d*: Ampulle nach Alizarinfärbung (stärker vergrössert). — *e*: Dto. mit Konkrementen. — *f*: Wassergefässsystem mit Konkrementen. — *g*₁—*g*₂: Pulsation der Ampulle?

und »schliesslich unter Vorbauchung der Pellicula über das Niveau der Zelloberfläche hervorragen und gelegentlich abfallen» (S. 255). Tatsächlich sieht man in den Wassergefässwänden von *Gyatrix* oft kleine, fettglänzende Körner. Nicht selten habe ich auch Vakuolen in den Wassergefässwänden beobachtet. Bei einem Tiere kamen diese in ausserordentlich grosser Zahl vor und bildeten einen kontinuierlichen Belag auf den Kanälen; die meisten Vakuolen hatten einen Durchmesser von ca. 3–4 μ ; sie gehörten also in die gleiche Grössenordnung wie die gefärbten Tropfen nach der Behandlung mit Neutralrot. Bei einer anderen Gelegenheit wurden ähnliche wasserhelle Vakuolen beobachtet, deren Durchmesser bis zu 15 μ betrug. Die Vakuolen nehmen ebenso wie die Plasmakörner Neutralrot auf und färben sich damit intensiv rot. *Sowohl die Plasmakörner als auch die Vakuolen wurden nur in den Teilen des Wassergefässsystems beobachtet, welche Neutralrot aufnehmen.*

Es kann also nicht bezweifelt werden, dass *die besondere Fähigkeit Neutralrot und Bismarkbraun zu speichern, welche einen Teil des Wassergefässsystems bei Gyatrix auszeichnet, mit dem Vorkommen besonderer, die Farben speichernder Plasmakörner in diesem Teile zusammenhängt.* Die Beobachtungen zeigen indessen, dass diese Elemente *auch ohne Einwirkung von Vitalfarbstoffen* — bei besonderen physiologischen Zuständen — *ebensolchen Veränderungen unterworfen sein können wie bei der Speicherung z. B. von Neutralrot.*

Die gleichen Verhältnisse wurden in der Tat bei *Paramaecium* gefunden. In konzentrierten *Paramaecium*-Kulturen beobachtete nämlich NIRENSTEIN (l. c.) eine kolossale Vergrösserung der in kleinsten Vakuolen eingeschlossenen Endoplasmakörnchen die dabei zu grossen, fettähnlichen Kugeln anschwellen. Er nimmt an, dass dies mit der Ansammlung von gelösten Exkretionsprodukten in dem Wasser in Zusammenhang stünde, in dem die Tiere lebten. Ich habe untersucht, ob das Gleiche auch bei *Gyatrix* beobachtet werden kann, indem ich die Tiere in Harnstofflösungen von verschiedener Konzentration (0,01–2,5 %) hielt. Im Grossen und Ganzen wurden jedoch nur negative Resultate erhalten (in einer Gruppe von 3 Tieren fanden sich jedoch nach 24 Stunden Massen von Vakuolen in den Wänden der Wassergefässe vor; nachdem die Tiere in reines Wasser überführt worden waren, verschwanden die Vakuolen im Laufe von einigen Stunden). Ich habe auch versucht Vakuolenbildung dadurch hervorzurufen, dass ich die Tiere in Wasser hielt, welches Kochsalz, Natriumsulphat oder andere Stoffe enthielt, welche bei Vertebraten als Diuretica wirken und dazu führen, dass »feine Tröpfchen bis grosse, scharf konturierte, farblose Blasen« in den Epithelzellen der Tubuli contorti auftreten (HÖBER 1914, S. 651). Auch diese Versuche missglückten.

Eigentlich sagen uns jedoch derartige negative Resultate nichts. Wir wissen ja nicht einmal, ob die betr. kristalloiden Stoffe wirklich ohne Konzentrationsveränderungen den Darm und das Körperepithel passieren. Auch wenn dies vorausgesetzt würde, ist damit noch nicht gesagt, dass sie in den inneren Geweben in gleicher Weise gespeichert werden wie das Neutralrot — im Gegenteil; es ist wohl wahrscheinlich, dass sie relat. rasch ausgeschieden werden.

Dass die färbbaren Blasen in den Wassergefässwänden wirklich gelöste, aber fällbare Exkretstoffe enthalten geht jedoch aus folgenden Beobachtungen hervor. Eine Anzahl grosser *Gyratrix*-exempl. war bei einer Gelegenheit (3./VI. 1920) in reines Wasser überführt worden. Am folgenden Tage wurde bei der grossen Mehrzahl eine grössere oder geringere Menge kleiner, stark lichtbrechender Konkreme im Lumen der Wassergefässe beobachtet (Textf. 12, f). *Diese festen Partikel fanden sich nur in den mit Vitalfarbstoffen färbbaren Teilen des Wassergefässsystems vor*¹). Bei Exempl., die in Wasser von dem gleichen See verwahrt wurden, dem die Tiere ursprünglich entnommen worden waren, wurden dagegen keine Konkreme beobachtet. Die gleichen Beobachtungen wurden während der folgenden Tage gemacht; sobald die Tiere aus dem Seewasser in Leitungswasser überführt wurden, traten sogleich mehr oder weniger zahlreiche Konkreme im Wassergefässsysteme auf. Dies geschah auch, wenn den Versuchskulturen reichlich Nahrungsorganismen zugesetzt wurden. Ich glaubte einen gewissen Zusammenhang zwischen den Konkrementen in den Wassergefässen und in den Ampullen beobachten zu können. Sobald die ersteren auftraten, nahmen die letzteren in der Regel ab oder verschwanden. Man könnte dies so deuten, dass die Stoffe, aus denen die Ampullenkonkremente gebildet werden, statt dessen durch den distalen Wassergefässchenkel der Versuchstiere ausgeschieden werden. Ich konnte übrigens konstatieren, dass sich die Wassergefässkonkremente Säuren und Alkalien gegenüber ebenso verhielten wie die Ampullenkonkremente, mit denen sie auch ihrem Aussehen nach übereinstimmten. Bei einigen Gelegenheiten habe ich beobachtet, dass Methylenblau, welches normalerweise durch den distalen Schenkel ausgeschieden wird, die Endampullen mehr oder weniger intensiv gefärbt hatte. Daraus ergibt sich, dass die Ausscheidung eines und desselben Stoffes wirklich auf beiden Wegen vor sich gehen kann.

Eigentümlich genug gelang es mir bei späteren wiederholten Versuchen nicht, die Bildung von Konkrementen in den Kanälen zu beobachten. Es bleibt somit die Frage offen, ob man dieses Verhalten mit der Jahreszeit (Frühling) in Zusammenhang bringen darf, in der die oben mitgeteilten Beobachtungen gemacht worden waren. Man könnte möglicherweise daran denken, dass die Exkretionsverhältnisse während dieser Zeit labiler sind als sonst. Ich habe versucht die Bildung von Konkrementen auf experimentellem Wege hervorzurufen, indem ich dem Wasser kleine Mengen gelöster Stoffe zusetzte, welche möglicherweise die Konkrementbildung begünstigen könnten (z. B. Soda, saures Calciumkarbonat u. s. w.); diese Versuche führten jedoch zu keinem Resultate. Aus den schon angegebenen Gründen müssen jedoch alle derartigen Versuche den Exkretionsverlauf zu beeinflussen von vornherein als ziemlich aussichtslos betrachtet werden. Ich bin vielmehr

¹ Der letztere Umstand kann eigentümlich erscheinen, da man ja erwarten sollte, dass die Konkreme — auf Grund des Flüssigkeitsstroms in den Kanälen — auch in dem proximalen Wassergefässchenkel hätten vorhanden sein sollen. Wahrscheinlich verlassen jedoch die Sekretropfen, in denen, wie man sich denken muss, die konkrementbildenden Stoffe gelöst sind, das Kanalepithel nicht unmittelbar sondern bleiben zuerst an den Wänden der Kanäle festgeklebt.

der Ansicht, dass die Entstehung von Konkrementen eher mit einer Reaktionsänderung in der Wassergefäßflüssigkeit oder mit einer aus irgendeinem Grunde gesteigerten Sekretionswirksamkeit in Zusammenhang gebracht werden muss als mit einer zufälligen Umlegung des allgemeinen Charakters der Sekretion. Auch die mit Vitalfarbstoffen färbbaren Darmvakuolen enthalten ja Stoffe, welche bei Überschreitung der maximalen Lösungskonzentration ausgefällt werden können.

Welche Rolle die früher beschriebenen Wassergefäßatrocyten (*Atr.* auf T. II, Fig. 11) spielen, darüber gelang es mir nicht zu völliger Klarheit zu kommen. Sie enthalten äusserst kleine Körner oder Vakuolen, die sich mit Neutralrot intensiv violett färben (vgl. *Mesostoma lingua*). Es ist daher wahrscheinlich, dass sie Exkretstoffe in stärker saurer Lösung abgeben, als dies in den übrigen Teilen des Wassergefäßsystems der Fall ist. Möglicherweise trägt dies dazu bei eine Ausfällung der gelösten Exkretprodukte zu verhindern. Es ist auffallend, dass die Atrocyten verhältnismässig spät entfärbt werden, erst nachdem der rote Tropfenbelag auf den Kanälen verschwunden ist.

Wenn man mit Neutralrot gefärbte Tiere in reines Wasser überführt, so findet man, dass sie schon nach einem oder nach ein paar Tagen entfärbt sind (siehe die Tabelle VIII); *Hungertiere verhalten sich dabei ebenso wie Tiere in Nahrungskulturen*. Die Geschwindigkeit, mit der die Entfärbung eintritt, beruht jedoch in hohem Grade auf der Dosierung der Farbe; auch stärker gefärbte Tiere vermögen sich indessen im Laufe von einigen Tagen oder von einer Woche von dem Farbstoff zu befreien, wenn nicht die Färbung so stark war, dass die Tiere offenbar durch dieselbe geschädigt wurden.

Ein Vergleich zwischen mit Neutralrot und mit Nilblau gefärbten Tieren ist in dieser Hinsicht von Interesse. Da die Wassergefäßkörner und -vakuolen Nilblau nicht aufzunehmen scheinen (vgl. das früher Gesagte), so hat man das Recht zu erwarten, dass dieser Farbstoff nur äusserst langsam oder überhaupt nicht ausgeschieden wird. Dies ist auch der Fall. Selbst nach sehr schwachen Färbungen beobachtet man keine Ausscheidung von Farbstoff. Derselbe wird statt dessen in Form von Kristallnadeln in den Geweben (sogar im Epithel) ausgeschieden. Allerdings scheint bei Tieren, welche unter guten Ernährungsverhältnissen stehen, eine Ausscheidung von Farbstoff durch den Darm stattzufinden, aber diese führt niemals zu einer vollständigen Entfärbung.

Wir haben gehört, dass Alizarin die Endampullen der Wassergefäße, aber keine anderen Teile des Wassergefäßsystems färbt. Wenn man die gefärbten Tiere in reines Wasser überführt, so kann man schon nach einigen Stunden ein deutliches Ablassen beobachten; die Färbung ist nun mehr körnig, nicht diffus. Nach 24 Stunden kann man finden, dass sämtliche Tiere vollkommen entfärbt sind; in anderen Fällen findet man, dass nur die eine Endampulle weiterhin blau ist. Nach 48 Stunden wiesen unter 12 Tieren nur 3 schwache Spuren einer Färbung auf.

Versuchsserie I: *Neutralrottiere*: (Eine grössere Anzahl von Tieren wurde ca. 2 Stunden lang gefärbt, bis sie diffus gefärbt waren, aber kein deutlicher Wassergefässbelag zu Stande gekommen war; die Bursa copulatrix, der Darm und das Epithel jedoch etwas stärker gefärbt; die Wassergefässatrocysten mit violetten Körnern. Darauf in reines Wasser. Hunger.).

„ II: *Nilblautiere* (einige Stunden in einer schwachen Lösung bis zur diffusen Färbung; darauf in reines Wasser. Hunger.).

TAB. VIII.

| Nach | I | Nach | II | |
|----------|--|-----------|--|----------------------------------|
| 2 St. | Ungefähr wie früher. | 2 St. | Wie früher; Testikel und Darm etwas stärker gefärbt; Wassergefässe ungefärbt. | |
| 6 St. | Wassergefässbelag bedeutend stärker; in den Tropfen kleine dunklere Körner. | 8 St. | Färbung mehr tropfenförmig, einzelne Kristallnadeln. Sonst wie früher. | |
| 9 St. | Wie früher. | 24 St. | Makroskop. weiterhin deutlich blau. Der Farbstoff zum grösseren Teile in Form von Kristallnadeln ausgefällt, die überall verstreut sind. | |
| 24 St. | Makroskop. farblos. Wassergefässsystem ungefärbt (Atrocysten jedoch schw. gefärbt); Darm und Testikel weiterhin gefärbt. | 4 Tagen: | Makroskop. ungefärbt; überall jedoch ausgefallte Farbnadeln (sogar im Körperepithel). | |
| 2 Tagen: | 2 Exempl. mit schw. gefärbtem Darm und Testikel; bei den übrigen untersuchten Exempl. entweder nur der Darm (2 Ex.) oder nur der Testikel (2 Exempl.) gefärbt. | | Das Material wurde in eine Nahrungskultur (A) und eine Hungerkultur (B) eingeteilt. | |
| 4 Tagen: | <i>Vollständig entfärbt</i> (von 10 untersuchten Exempl. nur 1 Exempl. mit einem roten Tropfen im Testikelsack). | Nach | A | B |
| | | 6 Tagen: | Ungefähr wie früher (der Darm jedoch oft etw. grün gefärbt). | Wie früher (Darm nicht gefärbt). |
| | | 7 Tagen: | Wie früher (unbedeutende Verringerung der Farbnadeln?). | Wie früher. |
| | | 12 Tagen: | Wie früher (2 Exempl. übrig). | Alle Tiere tot. |

Wie schon früher hervorgehoben wurde (S. 142), gewinnen die Alizarinversuche dadurch ein besonderes Interesse, dass die verdickten Wände der Endampullen in der Regel Massen von Konkrementen enthalten. Auch die angrenzenden Teile des proximalen Schenkels können jedoch bisweilen einen mehr oder weniger dichten Belag von feineren Exkretkörnern aufweisen. Es ist klar, dass diese Körner keine permanenten Ablagerungen darstellen können, sondern dass sie ebenso wie die Ali

zarinkörner früher oder später entfernt werden. Nicht selten habe ich auch beobachtet, dass die Körner bei Tieren, welche zwecks weiterer Untersuchung z. B. am Abend isoliert worden waren, schon am folgenden Morgen verschwunden waren. In chemischer Hinsicht scheinen die Ampullenkonkremente mit den Konkrementen der Darmvakuolen verwandt zu sein. Sie sind z. B. in Säuren (auch in verdünnten und schwachen, z. B. Essigsäure) leicht, dagegen in Alkalien (sogar in verdünnter NaOH) schwer löslich. Dass sich die fertig ausgebildeten Konkreme mit Alizarin färben habe ich wohl nicht gesehen; dagegen können sich die kleinen Alizarinkörner zu grösseren Klumpen vereinigen, die an Konkreme erinnern. Dieser Aggregationsprozess geht in Vakuolen vor sich, die oft eine recht bedeutende Grösse erreichen (vgl. Textfig. 12 d).

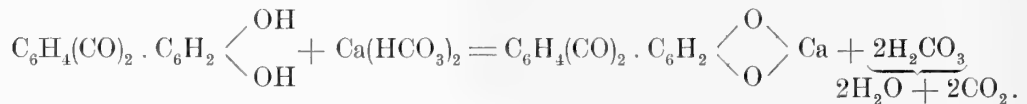
Die dunkelblaue Farbe der Alizarinkörner deutet darauf hin, dass sie aus einem Farbensalz bestehen. Die im Folgenden beschriebene Beobachtung zeigt auch, dass in den Ampullen die Bildung eines Farbensalzes stattfinden muss. Wenn man die Alizarinlösung mit Sodalösung deutlich alkalisch macht (für Lackmus), so tritt keine Färbung der Ampullen ein. Setzt man dagegen Spuren von HCl zu, bis die Lösung fast farblos geworden ist (neutral für Lackmus), so werden sie nach kurzer Zeit dunkelblau. Im ersteren Falle ist in der Lösung nur das Farbsalz



und dessen Jonen enthalten, im letzteren Falle sind Alizarinmoleküle



vorhanden. Die letzteren treten wahrscheinlich mit gewissen gelösten Stoffen in den Ampullen in Verbindung, wobei Farbsalze gebildet und ausgefällt werden. Wir können uns vorstellen, dass die Ampullen ein als Abfallsschlacke gebildetes lösliches Ca-Salz, z. B. (saures) Kalziumkarbonat enthalten¹. Die Reaktion könnte dann folgendermassen vor sich gehen:



Auch eine gewöhnliche, schwach violette wässrige Lösung (für Lackmus nicht alkalisch) enthält neben dem Farbsalz genügend freie Alizarinmoleküle, um eine

¹ Man könnte sich denken, dass dieses Calciumsalz in analoger Weise gebildet wird wie das saure Natriumkarbonat im Blute, d. h. durch Umsetzung zwischen der als Verbrennungsprodukt in den Geweben entstandenen Kohlensäure und einem Ca-Globulin: $\text{Ca-Globulin} + 2\text{H}_2\text{CO}_3 = \text{H-Globulin} + \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$. Das Ca-Salz dürfte teilweise direkt von den Ampullen ausgeschieden, teilweise unter Abgabe von CO_2 gespalten werden ($\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 = \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$), wobei das unlösliche Karbonat in Form von Konkrementen ausgefällt wird. Bei Überschuss an CO_2 in den Wänden der Ampullen könnten die Konkreme wieder gelöst und ausgeschieden werden (vgl. oben). Vielleicht darf man annehmen, dass die Konkreme auch geringe Mengen eines Phosphates (sekundäres oder tertiäres) enthalten. Auch unter dieser Voraussetzung ist die Bildung der Konkreme und des erwähnten Farbsalzes erklärlich. Das leichtlösliche primäre Phosphat $\text{CaH}_4(\text{PO}_4)_2$ und das saure Karbonat reagieren, wie man im Reagenzglasversuche findet, langsam mit einander, unter Ausfällung des schwerlöslichen sekundären oder tertiären Phosphates.

Reaktion zu ermöglichen. In einer deutlich alkalischen Lösung ist dies dagegen nicht der Fall und das in der Wasserlösung vorhandene Farbsalz würde nur unter der Voraussetzung einer darauf gerichteten aktiven Konzentrationsarbeit in den Ampullen diese sichtbar färben können. Die Bedingung dafür, dass Farbsalze gebildet und ausgefällt werden, ist offenbar die, dass die Ampullen keine stark sauer reagierenden Stoffe enthalten. Auch die Konkrementbildung setzt dies voraus (beachte die leichte Löslichkeit der Konkreme in Säuren).

Zusammenfassung: Die Auffassung, zu der wir hinsichtlich des exkretorischen Mechanismus bei *Gyatrix* kommen, ist also folgende:

Der Darm spielt zweifellos auch bei dieser Form als Exkretionsorgan eine gewisse Rolle; dies geht sowohl aus seinen normalen exkretorischen Konkrementablagerungen als auch aus seinen atrocytären Eigenschaften hervor.

Von weit grösserer Bedeutung für die Exkretion ist indessen *das Wassergefässsystem*. Dieses ermöglicht einen rascheren und vollständigeren Transport der Abfallsschlacken als er mittels der Darmexkretion allein möglich wäre. Dafür ist u. a. das Resultat der Experimente mit Vitalfarbstoffen charakteristisch, dass Hungertiere ebenso rasch entfärbt werden als gefütterte Tiere.

In physiologischer Hinsicht kann man drei Teile des Wassergefässsystems unterscheiden: zwei aktiv exkretorische Partien und einen nicht aktiv exkretorischen Teil. Diese Partien sind auch in histologischer Hinsicht verschieden.

Der eine aktive Teil entspricht dem distalen Wassergefässchenkel mit seinen Zweigen von der Übergangsstelle in den proximalen Schenkel bis zu den Mündungsstellen der feineren Kapillaren. Hier werden wahrscheinlich vor allem Stoffe aufgenommen und ausgeschieden, welche in Wasser schwerlöslich, in *sauren hydrophilen* Kolloiden aber leicht löslich sind (z. B. Harnsäure; vgl. S. 116—17). Die Wassergefässwände sind deutlich verdickt und enthalten schwellbare Körner und Vakuolen. Mit dieser Partie stehen Atrocyten in Zusammenhang, deren (saurer) Sekret möglicherweise dazu beiträgt, die abgeschiedenen Stoffe in Lösung zu erhalten.

Den zweiten aktiven Teil stellen die Endampullen dar. Diese speichern Exkretstoffe bei *neutraler* oder *alkalischer* Reaktion auf und scheiden sie — teilweise unter Ausfällung — ab. Die Wände der Ampullen sind stark verdickt und enthalten Konkreme und Vakuolen, aber keine saure Kolloidkörper.

Die Frage, ob ganz verschiedene oder wenigstens teilweise gleichartige Stoffe von den beiden aktiv exkretorischen Teilen ausgeschieden werden, ist gegebenen Falls schwer zu beantworten. Dass gleichartige Stoffe abgesondert werden können, dürfte jedoch einerseits aus den Methylenblauversuchen, andererseits daraus hervorgehen, dass man bisweilen in dem distalen Schenkel Konkreme antreffen kann, welche, was ihr Aussehen und ihre Lösungsverhältnisse betrifft, mit den in den Wänden der Endampullen vorkommenden Konkrementen übereinstimmen. Andererseits kann das so vollkommen verschiedene Verhalten zu Neutralrot und Alizarin kaum anders gedeutet werden als dass jeder der beiden exkretorischen Teile daneben sein spezifisches Exkret speichert und ausscheidet.

In dem übrigen Teile des Wassergefässsystems kann keine aktiv exkretorische Tätigkeit nachgewiesen werden; die Wassergefässwände sind hier nicht verdickt und enthalten niemals Körner oder Vakuolen. Hierher gehören einerseits die feinen Kapillaren, andererseits der proximale Wassergefässchenkel (mit Ausnahme der Endampullen) und der von diesem ausgehende Rüsselzweig. Von diesen Teilen haben die Kapillaren wahrscheinlich die Aufgabe die Vehikelflüssigkeit zu liefern, und der proximale Schenkel soll daneben als Ablaufrohr für die in der vorausgehenden Partie ausgeschiedenen Exkretionsprodukte dienen.

4. *Acrorhynchus caledonicus* (CLAP.). *Polycystis nägeli* KÖLL. *Phonorhynchus helgolandicus* (METSCH.).

Im Vorhergehenden wurde schon *ein* wichtiges Resultat der Vitalfärbungsversuche mit *Acrorhynchus caledonicus* berührt: das Hervortreten von vier kreuzweis angeordneten grossen Drüsenzellen im Pharynx (vgl. Teil I, S. 59).

Ebenso wie bei den früher behandelten Arten finden wir auch hier bei Vitalfärbung zahlreiche gefärbte Tropfen überall in den Geweben. Ausserdem aber beobachtet man eine sehr auffallende Färbung gewisser Elemente, die dem Wassergefässsystem angehören.

Wir müssen eine kurze Beschreibung des Wassergefässsystems von *Acrorhynchus* vorausschicken.

Wie im allgemeinen bei marinen Formen, ist es auch hier sehr schwer eine vollständige Übersicht über dasselbe zu erhalten; man kann jedoch wenigstens Teile davon leicht beobachten. Nach v. GRAFF (1907, S. 2146) soll es ebenso wie bei *Gyatrix* gebaut sein. Dies ist indessen nicht der Fall. In Textfig. 13 *a* habe ich versucht den Verlauf der Wassergefässkanäle bei einem jungen, in T. II, Fig. 12 bei einem älteren Tiere wiederzugeben. Man findet an jeder Körperseite einen längsverlaufenden, relat. dicken Hauptstamm. In gleicher Höhe mit dem Pharynx gibt dieser einen nach innen und hinten gerichteten Arm ab, der an der Ventralseite, kaudolateral vom Pharynx zu münden scheint; der Mündungsporus selbst ist jedoch äusserst schwer zu sehen. Unmittelbar vor dem Endporus(?) gehen einige kleinere Zweige nach vorne und nach hinten ab. Der Hauptstamm empfängt drei Gruppen von feinen Kapillaren (vgl. T. II). In seinem vordersten Teil nimmt er einige Kapillaren von der Rüsselgegend (rostrale Gruppe) auf. Kurz darauf mündet eine Gruppe von Kapillaren ein, deren Verzweigungsgebiet ungefähr die Gegend zwischen dem Rüssel und dem Pharynx umfasst (medio-rostrale Gruppe). Von dem Hinterende des Hauptstammes strahlen schliesslich 4—5 Kanäle aus, deren Verzweigungen hauptsächlich die mittleren und die hinteren Teile des Körpers durchziehen (medio-kaudale Gruppe). Der Hauptstamm teilt sich in seinem vorderen Teile in zwei Primärzweige; der eine von diesen stellt das Sammelrohr für die rostrale, der andere das für die medio-rostrale Gruppe dar. Die Kapillaren scheinen in der Regel ohne Flimmerorgane zu endigen. Mir selbst ist es nicht gelungen solche Organe zu be-



Fig. 13. *a-d*: *Acrorhynchus caledonicus*. — *a*: Gefäßsystem eines jungen (nicht vital gefärbten) Tieres (*P*. Porus des Wassergefäßsystem?). — *b*: Teil eines Querschnittes in der Höhe der Augen mit zwei Atrocyten (*Atr.*). *D*. Darm mit Nahrungskörpern. *X*. Methylenblaugranula. $\frac{600}{1}$. — *c*: Dt.o., in der Höhe der Keimdrüse mit einer Atrocyte (*Atr.*); *X*. Methylenblaugranula. $\frac{900}{1}$. — *d*: Atrocytenzweige mit Neutralrotkörnern (*X*) und lichtbrechenden Inhaltskörpern (*K*). — *c*: *Polycystis nagelei* (Brillantkresylblau) *Atr.* Atrocyten des Wassergefäßsystems, *Atr.*₁ gefärbte Drüse, *K. Dr.* Kreuzdrüsen des Pharynx.

obachten; v. GRAFF (1905 b, S. 122) gibt jedoch an, sie »in der Gegend der Hoden« gesehen zu haben.

Bei Anwendung hinreichend starker Vergrößerungen beobachtet man eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit hinsichtlich des Hauptstammes. Es zeigt sich nämlich, dass dieser in sehr dicht an einander gedrückten Windungen oder Spiralen verläuft (auf T. II angedeutet); dieser Verlauf wird auch von den genannten Primärzweigen beibehalten. Dort, wo diese letzteren in Kapillaren übergehen, hören indessen die Windungen auf. Die Kapillaren haben immer einen mehr geraden Verlauf. Der stark gewundene Verlauf trägt dazu bei, dass der Hauptstamm bedeutend dicker aussieht als die von ihm ausgehenden Kanäle¹; die Grenze zwischen diesen Teilen des Wassergefässsystems ist eine scharfe.

Bei Färbung mit Neutralrot erscheinen längs des Hauptstammes mehr oder weniger zahlreiche, dunkelrote Tropfen, welche bisweilen eine bedeutende Grösse erreichen. Sie bilden jedoch keineswegs einen so kontinuierlichen Belag auf den Kanälen wie bei *Gyatrix*. Untersuchen wir die vom Hauptstamme ausgehenden schmäleren Kanäle, so können wir in den dünnen, hyalinen Wänden derselben keine roten Tropfen mehr finden. Statt dessen beobachten wir, dass die Kapillaren von stark gefärbten Streifen begleitet werden. Bei näherer Untersuchung dieser Streifen finden wir, dass sie von intensiv gefärbten, drüsenartigen Zellen oder Zellansammlungen ausstrahlen oder mit diesen in Zusammenhang zu stehen scheinen. Diese Zellen liegen an den basalen Wurzeln der eben genannten Kapillargruppen. Die erste Gruppe von Atrocyten (*Atr.*₁ auf T. II) liegt an der Basis jeder der beiden rostralen Kapillargruppen, die zweite (*Atr.*₂) an der Basis der medio-rostralen und die dritte an der Basis der medio-kaudalen Kapillargruppe. Die letztere Atrocytengruppe ist weit grösser (bis zu ca. 50 μ) als die beiden vorderen Atrocytenansammlungen (bis zu ca. 40 μ breit). Wo die Wassergefässkanäle feinere Zweige abgehen, dort finden wir, dass die Atrocytenstreifen sich aufteilen, so dass jede Wassergefässkapillare immer von einem Atrocytenstreifen gefolgt ist. Die gefärbten Streifen sind entweder mehr oder weniger stark verdickt oder sie verschmälern sich zu fadendünnen Strängen. In den spindel- oder kommaförmigen plasmatischen Verdickungen beobachtet man bei starker Vergrößerung oft kleinste, intensiv dunkelrote Körner, bisweilen auch einen grösseren lichtbrechenden, ungefärbten, festen Körper. Bei der Nekrose der Gewebe ziehen sich die Protoplasmaverdickungen oft zusammen und werden mehr oder weniger kugelförmig (Textf. 13 d).

Die Ähnlichkeit zwischen dem atrocytären Netz bei *Acrorhynchus* und den feinen Ausläufern der auf Textf. 12 b dargestellten Mesenchymzellen bei *Gyatrix* ist in der Tat auffällig. Auch die letzteren zeigten ja atrocytäre Eigenschaften, wenn auch lange nicht so ausgeprägt wie bei den Wassergefässatrocyten von *Acrorhynchus*, von welchen sie auch darin abweichen, dass sie in keiner näheren Beziehung zum Wassergefässsystem stehen.

¹ In der Abb. T. II allerdings ziemlich übertrieben dick dargestellt! (Vgl. Textfig. 13 a.)

Man könnte versucht sein das ganze gefärbte Streifenetz bei *Acrorhynchus* als ausschliesslich von den Ausläufern der an den Kapillarwurzeln liegenden Atrocyten (*Atv.*₁₋₃) gebildet aufzufassen. Bei näherem Vergleich mit Schnittpräparaten finde ich jedoch einzelne Atrocytenkerne auch an den feineren Kapillaren (vgl. Textf. 13 c). Das gefärbte Streifenetz scheint also hauptsächlich von den verzweigten Ausläufern der an den Kapillarwurzeln liegenden Atrocyten, zugleich aber von einzelnen Atrocyten an den Fortsetzungen der Kapillaren gebildet zu sein. Vielleicht entsprechen die Kerne dieser Atrocyten den lichtbrechenden Körpern, welche am Quetschpräparat in den gröberen Verdickungen des gefärbten Streifenetzes hervortreten (vgl. oben).

Ähnliche Färbungsergebnisse habe ich mit Brillantkresylblau erhalten. Die Atrocyten färben sich intensiv violett. Dagegen tritt der Tropfenbelag auf dem Hauptstamme selten so stark hervor wie bei der Neutralrotfärbung (vgl. *Gyratrix*). Das Färbungsbild ist klarer, da man nicht durch die Menge gefärbter Granula im Epithel und in anderen Geweben gestört wird, die unausweichlich mit allen Neutralrotfärbungen verbunden sind. Brillantkresylblau wird ausserdem mit Leichtigkeit auch bei stärkeren Konzentrationen vertragen. Ich habe mich daher bei meinen Untersuchungen hauptsächlich dieses Farbstoffes bedient.

Mit anderen Farbstoffen habe ich wechselnde Resultate erhalten. Bei Färbungen mit Methylenblau habe ich einigemal sehr deutliche blaue Tropfenbeläge auf den Hauptstämmen der Wassergefässe beobachtet. Nilblau wird ebenso wie bei *Gyratrix* in Form von langen Kristallnadeln ausgefällt (besonders im Vorderende), aber nicht vom Wassergefässsystem aufgenommen. Alizarin färbt das Schleimsekret im Pharynx (wie bei *Gyratrix*), die Rüsselscheide und den Penis; dagegen färben sich mit diesem Farbstoffe keine Teile des Wassergefässsystems.

An Schnittserien (Quer- und Horizontalschnitte) habe ich riesengrosse Drüsenzellen gesehen, die sich mit Mucikarmin stark färben und also Schleim absondern; sie sind gewöhnlich stark vakuolisiert und enthalten einen grossen, oft gelappten Kern (15,6 μ). Die meisten (etwa 8 St.) liegen in der Umgebung des Gehirns; diese sind gewöhnlich stark ausgebuchtet, ungefähr 35 μ breit und münden mit langen Ausführungsgängen unmittelbar innerhalb des Mündungsporus der Rüsselscheide. In der Umgebung des Pharynx liegen 4 kleinere Drüsenzellen, welche in die Pharynxtasche ausmünden. Ferner finden wir in dem mittleren Teile des Körpers zwei Riesenzellen (an Horizontalschnitten ca. 35 \times 85 μ), die eine an der rechten, die andere an der linken Seite des Körpers. Ein in ähnlicher Weise gelagertes Drüsenpaar finden wir schliesslich im hinteren Teile des Körpers. Das mittlere und das hintere Drüsenpaar scheinen mit der Geschlechtsöffnung in Verbindung zu stehen.

Ausser diesen Riesenzellen, die in keinem Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem zu stehen scheinen und welche ihr Sekret nach aussen entleeren, habe ich indessen auch Zellen beobachtet, welche ich mit den Wassergefässatrocyten identifiziere. An Horizontalschnitten kann man sehen, wie die sonst dicht subepithelial liegenden — allerdings sehr undeutlichen — Wassergefässkanäle an jeder Körperseite

in der Gegend des Pharynx oder etwas kaudal von demselben medianwärts einbiegen. An dieser Stelle trifft der Schnitt zahlreiche, unregelmässig durchschnittene, feine Kanäle. Ich identifiziere diese Stelle des Schnittes mit dem Teil, wo die kaudalen Kapillaren am Quetschpräparat von dem Hauptkanal auszustrahlen scheinen. Hier finde ich eine Ansammlung ziemlich grosser Zellkerne (ca. 12 μ im Durchschnitt), die wahrscheinlich die Kerne der Atrocyten entsprechen, welche die kaudale Atrocytengruppe (*Atr.*₃) bilden. Auch weiter nach vorn, in der Gegend der Augen, geht an jeder Körperseite ein Wassergefässkanal nach innern zu ab (Textf. 13 b, *Atr.*). Dieser ist von einigen grosskernigen Zellen begleitet, welche wahrscheinlich den Atrocyten entsprechen, die an der Verzweigungsstelle der medio-rostralen Kapillaren liegen (*Atr.*₂). Die vorderste Gruppe von Atrocyten (*Atr.*₁) habe ich am Schnittpräparat nicht sicher finden können.

Leider färben sich die Wassergefässatrocyten lange nicht so stark oder exklusiv mit Methylenblau wie mit Neutralrot oder Brillantkresylblau was ja die Identifizierung der Atrocyten mit den am Schnittpräparat sichtbaren Zellen erschwert. An Schnitten durch Tiere, welche mit Methylenblau vital gefärbt und danach im Sublimat-Ammoniummolybdat fixiert worden waren, erkennt man jedoch mehr oder weniger zahlreiche Methylenblaukörner in Zellen, die unzweifelhaft den Wassergefässatrocyten entsprechen. Diese Zellen liegen grösstenteils unmittelbar subepithelial. Die Methylenblaukörner sind besonders rings um die Zellkerne angehäuft. Man kann an gewissen Stellen des Schnittpräparates die Ausläufer der Atrocyten lange Strecken weit als diffus blaue oder metachromatisch violette Streifen verfolgen.

Den Entfärbungsprozess habe ich in gewöhnlicher Weise studiert. Nach Färbung mit Neutralrot (schwache Lösung!) verschwindet zuerst der Tropfenbelag auf dem Hauptstamme (nach einem bis ein paar Tagen), worauf nach und nach die Entfärbung der übrigen Körperteile folgt; zuletzt entfärben sich die Atrocyten. Bei einem Versuche waren die Tiere nach 6 Tagen entfärbt. Bei stärkeren Konzentrationen des Farbstoffs werden die Tiere leicht geschädigt (Kontraktion!) und die Exkretion des Farbstoffs geht dann bedeutend langsamer vor sich oder hört ganz auf.

Man bedient sich daher mit grösserem Vorteil des Brillantkresylblaus (siehe oben!); auch dabei zeigt es sich jedoch, dass die Dosierung des Farbstoffs auf die Geschwindigkeit der Entfärbung grossen Einfluss hat. Bei einem Versuche wurde eine grössere Anzahl von Tieren mit Brillantkresylblau ziemlich kräftig vital gefärbt (6 Stunden) und darauf in reines Wasser (ohne Nahrung) überführt. Bei der Untersuchung 4 Tage später waren alle Tiere stark entfärbt oder beinahe lehmgelb; die Atrocyten und ihre Verzweigungen waren jedoch weiterhin mehr oder weniger deutlich gefärbt. Schon am folgenden Tage wurden einige vollständig ungefärbte (weisse) Exempl. beobachtet und nach einigen weiteren Tagen waren sämtliche Tiere wieder weiss; auch bei mikroskopischer Untersuchung konnten keine Farbenreste nachgewiesen werden.

Für die Farbenexkretion von Acrorhynchus ist also einerseits charakteristisch, dass sie relat. rasch und vollständig vor sich geht, andererseits, dass die Entfärbung der

Atrocyten die Schlussphase des Exkretionsprozesses darstellt. Die Teile des Atrocytensystems, welche zuletzt entfärbt werden, sind die drei basalen, zu den Kapillarwurzeln gehörenden Atrocytengruppen (Atr.₁₋₃). Man bekommt den bestimmten Eindruck, dass *die Atrocyten dabei als Farbensammler dienen und dass sie unter normalen Verhältnissen als eine Art exkretorisches Aduex- oder Hilfsorgan des Wassergefässsystems fungieren müssen.*

In anderen Versuchen habe ich Paralleluntersuchungen mit Hunger- und Nahrungskulturen angestellt (im ersteren Falle reines Wasser, im letzteren mit Zusatz einiger kleinen Algenbüschel zu den Kulturen). Einen bestimmten Unterschied in der Geschwindigkeit der Entfärbung zwischen den Hungertieren und den Tieren, welche guten Nahrungsbedingungen ausgesetzt wurden, habe ich nicht beobachten können.

Nach der Färbung mit Nilblau habe ich ebensowenig wie bei *Gyatrix* Zeichen einer Farbenexkretion gefunden. Die makroskopisch zu beobachtende Entfärbung beruht, wie sich ergab, nur darauf, dass der Farbstoff überall in den Geweben in Form von dunkelblauen Nadeln auskristallisiert.

Auch bei den Gattungen *Polycystis* und *Phonorhynchus* scheinen Atrocyten bei der Farbenexkretion eine grössere oder geringere Rolle zu spielen.

Bei *Polycystis nügeli* treten sie besonders deutlich bei der Färbung mit Brillantkresylblau hervor (Textf. 13 e). Die Atrocyten (Atr.) senden Ausläufer aus, doch konnte ich niemals beobachten, dass diese ein so reich entwickeltes Verzweigungssystem bilden wie bei *Acrorhynchus*. Die Beobachtung des Wassergefässsystems gelang mir nur bei jungen Tieren; es scheint in gleicher Weise wie bei *Acrorhynchus* gebaut, aber bedeutend schwächer entwickelt zu sein als dort. Da das gefärbte Streifen-system sich in einer Weise verzweigt, die ungefähr der Verzweigung der Kanäle entspricht, ist es wahrscheinlich, dass die Atrocyten auch hier einen Belag auf den Kanälen bilden. Es macht den Eindruck, als ob die Atrocyten keine so streng lokalisierte Lage hätten wie bei *Acrorhynchus*, sondern auch längs der Hauptstämme auftreten. Sie färben sich mit Brillantkresylblau mehr oder weniger intensiv blau-grün (nicht violett wie bei *Acrorhynchus*).

Ausserdem treten sehr regelmässig zwei grosse Drüsenzellen (25—30 μ) hervor, deren kernführende Teile hinter den Augen liegen (Atr.₁). Ihre Ausführungsgänge erstrecken sich nach vorne (zwischen die Augen); ihre Ausmündungsstelle zu beobachten gelang mir jedoch nicht. Möglicherweise gehören diese atrocytären Zellen zu demselben System wie die Atrocyten, welche die Wassergefässe begleiten, und man kann in diesem Falle annehmen, dass sich die »Ausführungsgänge« auf den feinen Wassergefässkapillaren in der Umgebung des Rüssels verzweigen. Ihre stark violette Farbe weicht indessen vollständig von der metachromatisch grünlichen Farbe der eigentlichen Wassergefässatrocyten ab.

Auch im Pharynx kommen violett gefärbte Drüsenzellen vor, welche ihrer Anzahl und Lage nach vollkommen den »Kreuzdrüsen« bei *Acrorhynchus* entsprechen.

Die Entfärbung geht nicht so rasch vor sich wie bei *Acrorhynchus*. Man kann auch hier beobachten, dass die Entfärbung der Atrocyten erst eintritt, wenn das Parenchym von Farbstoff gereinigt ist. Bei einem Versuche wurden die Tiere 16 Stunden lang in einer schwachen Brillantkresylblaulösung (welche einen kaum merklichen blauen Farbenton hatte) gefärbt und dann in reines Wasser überführt. Die Tiere waren nur diffus blaugrün ohne stärker hervortretende gefärbte Elemente. Am folgenden Tage begannen die Kreuzdrüsen und die Wassergefässatrocyten hervortreten und ihre Färbung nahm nun nach und nach in dem gleichen Grade zu, wie das Parenchym deutlich entfärbt wurde. Nach 12 Tagen war das Parenchym vollständig entfärbt (bei einigen Exempl. auch die Kreuzdrüsen); dagegen waren die Wassergefässatrocyten weiterhin dunkel blaugrün.

Bei *Phonorhynchus helgolandicus* habe ich ebenfalls atrocytäre Elemente im Parenchym beobachtet. Sie färben sich jedoch nur sehr undeutlich und oft treten sie überhaupt kaum hervor. Einige Male habe ich 3 (—4?) Paare von etwas stärker gefärbten Elementen beobachtet, welche an den gleichen Stellen gelegen waren wie die drei Paare von Atrocytengruppen bei *Acrorhynchus* (auch ein paar kaudale Atrocytengruppen?) sowie einen feinpunktierten Streifen auf jeder Körperseite. Auch hier kann man bisweilen ein gefärbtes Netzsystem beobachten, wenn dieses auch undeutlicher und mehr unterbrochen ist als bei *Polycystis*. Trotz vielen Suchens gelang es mir nicht das Wassergefässsystem zu finden und ich kann mich daher nicht darüber äussern, ob die atrocytären Elemente wirklich, sowie dies wahrscheinlich ist, mit dem Wassergefässsystem in Zusammenhang stehen.

Der Entfärbungsprozess nimmt auch bei *Phonorhynchus* eine bedeutende Zeit in Anspruch. In einer Versuchsserie, wo die mit Neutralrot diffus gefärbten Tiere in eine Nahrungs- und eine Hungerkultur verteilt worden waren (in der ersteren einige kleine Algenbüschel), konnte ich deutlich beobachten, dass die Tiere in der ersteren rascher entfärbt wurden als in der letzteren. Elf Tage nach der Färbung wurden zahlreiche, beinahe vollkommen entfärbte Exemplare unter den gefütterten Tieren beobachtet, während die Hungertiere weiterhin gefärbt waren, wenn auch deutlich schwächer als bei Beginn des Versuches. Die Darmzellen bei den letzteren enthielten oft reichliche rote Konkreme und Klumpen; auch die Atrocyten waren noch gefärbt.

Zusammenfassung. Wir können aus dem Angeführten den Schluss ziehen, dass die Farbenexkretion bei den untersuchten Gattungen *Acrorhynchus*, *Polycystis* und *Phonorhynchus* in mehr oder weniger intimen Zusammenhang mit dem Vorkommen von eigenartigen, atrocytären Zellen im Parenchym steht. Diese Zellen hängen mit ihren langen, oft verzweigten Ausläufern zusammen und bilden in dieser Weise ein mehr oder weniger ununterbrochenes Atrocytennetzes. Es ergibt sich ferner, dass die Atrocyten — besonders deutlich bei der Gattung *Acrorhynchus* — zum kapillären Teil des Wassergefässsystems in Beziehung stehen, als dessen Adnex- oder Hilfszellen sie wahrscheinlich zu betrachten sind. In den Hauptstämmen des Wassergefässsystems geht eine aktive Aufnahme von Farbe aber nur in geringem Masse vor sich.

Die Atrocyten gehören zu dem eigentlichen Wassergefässnetz, und ihre verzweigten Ausläufer folgen den Kapillaren bis zu ihren feinsten Verzweigungen (mit Ausnahme der Endkapillaren?). Bei *Acrorh. cal.* können wir deutlich drei Paare von Atrocytengruppen unterscheiden: ein Paar für das rostrale (*Atr.*₁), ein Paar für das medio-rostrale (*Atr.*₂) und ein Paar für das medio-kaudale Wassergefässnetz (*Atr.*₃). Die Grösse dieser Atrocytengruppen steht in direktem Verhältnis zu der Ausdehnung der zugehörigen Teile des Wassergefässnetzes. Ausserdem finden sich einzelne Atrocyten an den Kapillaren.

Der aktiv farbenspeichernde Teil des Wassergefässsystems besteht bei *Acrorhynchus* aus den beiden Hauptstämmen mit den in diese einmündenden Stämmen für das rostrale und das medio-rostrale Wassergefässnetz. Die Kanäle haben hier einen eigenartig spiral- oder zickzackförmigen Verlauf. Eine Atrocytenbekleidung fehlt. Bei *Pol. nög.* werden jedoch auch die Hauptstämme von Atrocyten gefolgt und bekleidet; hier scheint das periphere Atrocytennetz dagegen schwach entwickelt zu sein.

Als einen in physiologischer Hinsicht von den übrigen verschiedenen dritten Teil könnten wir schliesslich den bei *Acrorhynchus* beobachteten Mündungsarm jedes der beiden Hauptstämme betrachten. Hier fehlt jede Form von atrocytärer Wirksamkeit; man dürfte daher diesen Teil nur als ein Ableitungsrohr für die in den vorausgehenden Teilen des Wassergefässsystems angesammelten Ausscheidungsprodukte zu betrachten haben.

Die Entfärbung beruht auf der Farbenabsorption der Atrocyten und auf der Entwicklung des Wassergefässsystems. Bei *Acrorhynchus*, wo die Fähigkeit der Atrocyten Farbstoffe zu speichern stark ausgebildet und das Wassergefässsystem relativ wohl entwickelt ist, geht die Entfärbung bedeutend rascher vor sich als bei *Pol. nög.* und bei *Phonorh. helg.*, wo das Farbenspeicherungsvermögen geringer und das Wassergefässsystem schwächer entwickelt ist. Bei den letzteren Formen können wir dagegen oft einen deutlichen Unterschied in der Raschheit der Entfärbung bei gefütterten Tieren und bei Hungertieren beobachten; bei den ersteren geht die Entfärbung rascher vor sich. Weniger deutlich ist dieser Unterschied bei *Acrorhynchus*. Daraus scheint hervorzugehen, dass der Darm bei der Farbenexkretion eine gewisse Bedeutung hat, dass aber dieselbe umso vollständiger und rascher vor sich geht, je besser die Atrocyten den Farbstoff zu speichern vermögen und je stärker entwickelt das Wassergefässsystem ist.

Die Deutung der Exkretionsverhältnisse bei den eben behandelten Arten konnte leider nur auf die Erfahrungen hinsichtlich der Farbenexkretion begründet werden. Es ist mir nicht gelungen Plasmakörner, Vakuolen oder Konkreme in irgendeinem Teile des Wassergefässsystems zu beobachten.

5. Verschiedene Beobachtungen über die Exkretion bei dem Rhabdocölen.

Ich füge schliesslich einige Beobachtungen bei, welche in der einen oder der anderen Hinsicht die vorbergehende Darstellung vervollständigen können, welche aber nicht für jede einzelne Art in mehr systematischer Weise verfolgt werden konnten.

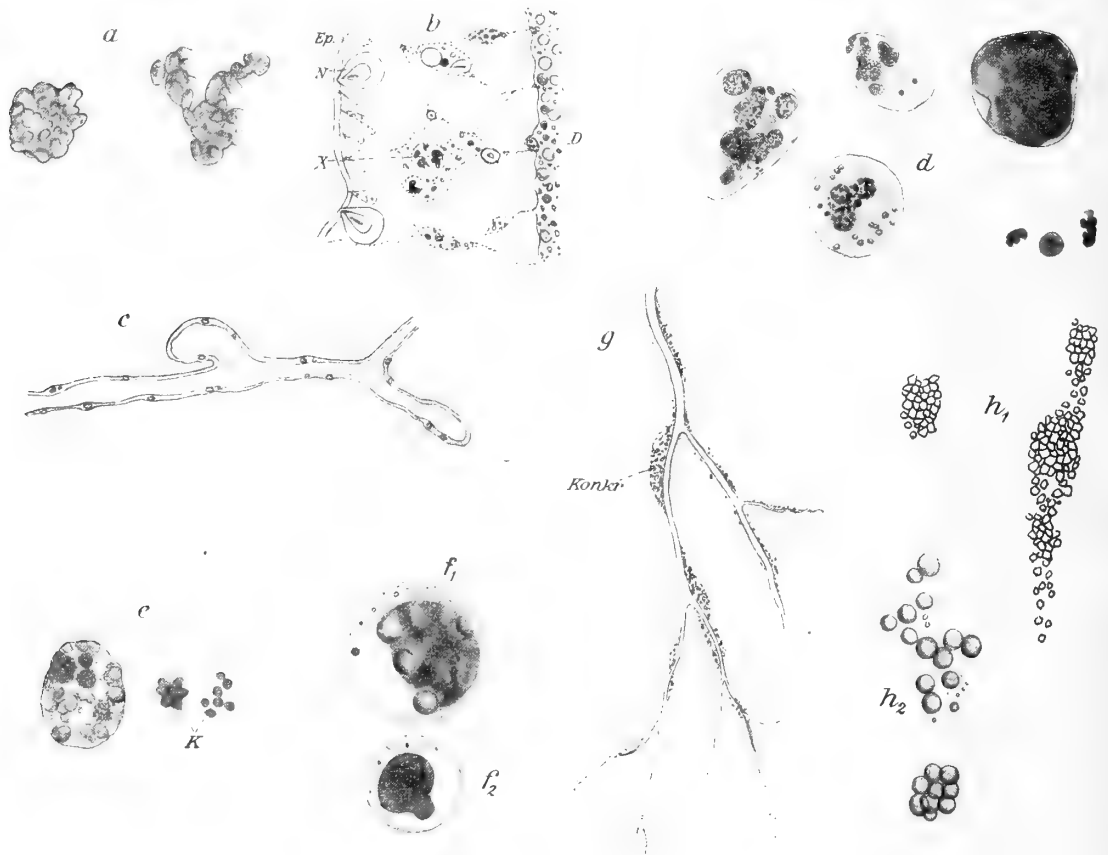


Fig. 14.

a—c: *Microstomum lineare*. a: Konkreme in Mesenchym. — b: Teil des Körpers mit Balken von Bindegewebe, welche zwischen Darm (D.) und Epithel (Ep.) ausgespannt sind. Bei X. eine Vakuole mit Methylenblaukonkrementen. N. Nematocyste. — c: Teil des Wassergefässsystems mit Konkrementen im Gefässwand. — d: *Macrostomum appendiculatum*. Atrocyten nach Methylenblaufärbung. — e—h. *Phænocora unipunctata*. — e: Körner (K.) und Körner klumpen aus dem Mesenchym nach Neutralrotfärbung. — f₁—f₂: Atrocyten mit grossen Vakuolen aus dem Mesenchym nach vitaler Färbung (Neutralrot). — g: Wassergefäss mit Konkrementen (Konkr.). — h₁—h₂: Konkreme und gefärbte Tropfen im Vorderende des Körpers.

Bei *Microstomum lineare* (MÜLL.) habe ich oft gelbliche Exkretionskörper (Körner und Konkreme) beobachtet, welche frei lagen oder in das Bindegewebsreticulum eingeschlossen waren (Textfig. 14 a). Sie sind sehr schwer löslich (lösen sich nicht in verdünnten Säuren oder Alkalien). Dagegen fehlen hier die bei *Stenostomum*-

Arten gewöhnlichen Darmexkretocyten. Ob die eben genannten, schwer löslichen Exkretionskörper permanente Depositionsprodukte darstellen oder einer wirklichen Exkretion unterworfen sind, diese Frage kann kaum entschieden werden, da es sehr schwer ist die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Aus diesem Grunde erhält man auch aus den Färbungsversuchen nicht viele Aufschlüsse. Viele Farbstoffe, z. B. Alizarin, werden nicht vertragen, auch nicht in schwachen Konzentrationen. Nach der Behandlung mit Neutralrot treten oft im Bindegewebsreticulum stark gefärbte Körnchen hervor, die in Vakuolen eingeschlossen sind (Textfig. 14 b). Interessant ist es, dass auch die Nesselbatterien von mehr oder weniger stark färbaren Vakuolen umgeben sind. Nach KERNER (1910) werden die von gefressenen Hydren stammenden Nesselkapseln durch besondere Bindegewebszellen, Amöbocyten, vom Darm zum Körperepithel transportiert, indem diese Zellen jede Nesselbatterie umlagern. Einer dieser Amöbocyten dringt dann in die Vakuole ein, welche durch die Auflösung des Cnidocysts im Darm entstanden ist und die nächste Umgebung der Nesselkapsel bildet und gibt der letzteren die Lage, welche sie später im Verhältnis zur Hautoberfläche einnimmt. Das Vorkommen von Farbgranula einerseits in der Umgebung der Vakuole, andererseits in den netzförmigen Protoplasmazüge, welche das Innere der Vakuole durchziehen, spricht dafür, dass diese Amöbocyten auch Farbstoffe aufnehmen und diese in Form von besonderen Körnchen speichern. Da die Amöbocyten die Fähigkeit besitzen Nesselkapseln zu transportieren, so liegt die Annahme nahe, dass sie auch feste Exkretpartikel aufnehmen und mit diesen zur Hautoberfläche wandern können. Wir würden mit anderen Worten den Transport der in den Darm aufgenommenen Nesselkapseln nur als einen Spezialfall des bei diesem Tiere vorliegenden Exkretionsmechanismus aufzufassen haben. Die dabei wirksamen Amöbocyten würden hier ungefähr die gleiche Rolle spielen wie die früher beschriebenen Alizarinatocyten bei *Stenostomum*. Fortgesetzte Untersuchungen werden wohl möglicherweise hierüber nähere Aufschlüsse geben können. — In den Wassergefässwänden beobachtet man einzelne feste Körner (Textfig. 14 c), eine besondere Körneransammlung in einem gewissen Teil des Wassergefässsystems (wie bei *Stenostomum*) habe ich nicht beobachtet. Nach Vitalfärbung mit Neutralrot oder mit Methylenblau habe ich ebenfalls nur sporadische gefärbte Tropfen in den Wassergefässwänden beobachtet; Wassergefässatocyten scheinen nicht vorzukommen.

Bei den *Macrostomum*-Arten findet man im Parenchym, besonders im Vorderende, vereinzelte oder zusammengesetzte gelblich-grünbraune Körner oder Flüssigkeitstropfen (»Pigment«; Textfig. 14 d). Mit Neutralrot, Methylenblau u. s. w. färben sich alle diese körnchen- oder tropfenartigen Gebilde stark. Auch der Darm färbt sich intensiv, vor allem mit Neutralrot. Die Darmzellen enthalten, besonders in ihren basalen Teilen, graugelbe, feine Exkretpartikel in reichlicher Menge, wie schon von früheren Verff. hervorgehoben wurde. Wahrscheinlich ist die Darmexkretion von grosser Bedeutung. Was das Wassergefässsystem betrifft, so gilt hier das Gleiche wie für *Microstomum*.

Auch bei *Phenocora unipunctata* (ÖRST.) kommen atrocytäre Elemente im Parenchym vor. Man findet, dass diese Atrocyten Vakuolen von bisweilen bedeutender Grösse (9—10 μ) und grössere oder kleinere Ansammlungen von unregelmässigen Konkrementen oder Tropfen enthalten (Textfig. 14, e—f₂). Alle diese Einschlüsse färben sich sowohl mit Neutralrot, als auch mit Methylenblau intensiv. Auch die Darmzellen enthalten reichlich färbbare Vakuolen und Konkremente. Bemerkenswert ist es, dass sich der aufgenommene Farbstoff nach einem oder nach ein paar Tagen in den Körnerkolbenzellen im Darm zeigt, von wo er mit dem Sekret ausgeschieden wird (vgl. S. 63). Bei näherer Untersuchung der Farbenexkretion ergibt es sich, dass die wohl gefütterten Tiere bedeutend früher entfärbt werden als die Hungertiere; bei einem Versuche waren die ersteren nach 12 Tagen, die letzteren erst nach 34 Tagen (nicht vollständig!) entfärbt. In den Vakuolen und Tropfen der Atrocyten beobachtet man eine fortschreitende Ausfällung von Farbstanz; die dadurch entstehenden Klumpen scheinen in kleinere, lockere Farbkörner zersplittert zu werden. Es dürfte auf Grund des Angeführten als in hohem Grade wahrscheinlich bezeichnet werden können, dass die Exkretion auch bei *Phenocora* mit dem Defäkationsprozesse in nahem Zusammenhange steht. — In Beziehung zu dem Wassergefässsystem stehen offenbar die langen Züge von festen, lichtbrechenden Körnermassen, die man gewöhnlich bei älteren Tieren beobachtet (Textfig. 14, g); sie gehören jedoch nicht zu den Wassergefässwänden selbst, sondern liegen in Mesenchymzellen, welche die Wassergefässe begleiten. Man kann vermuten, dass die letzteren den bei *Mesostoma* nachgewiesenen Wassergefässatrocyten homologe Bildungen sind.

Derartige atrocytäre, an das Wassergefässsystem angeschlossene Mesenchymzellen scheinen übrigens bei zahlreichen Typhloplaniden-Gattungen vorzukommen. So habe ich nach Färbung mit Neutralrot kleinere Ansammlungen von Neutralrotgranula auf den Wassergefässen von *Rhynchomesostoma rostratum* (MÜLL.) und von *Strongylostoma radiatum* (MÜLL.) beobachtet, jedoch immer nur sporadisch. — Im Anschluss an das Gesagte möge an die grossen (56 μ), stark ausgebuchteten und vakuolisierten Zellen erinnert werden, welche LUTHER (1904) im Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem von *Rhynchomesostoma* beobachtet hat. Diese Zellen sollen, wie L. selbst annimmt, »in irgendeiner Beziehung zur Excretion stehen«. Sie scheinen an Drüsenzellen zu erinnern, doch fehlen ihnen Sekretkörner und Ausführungsgänge. Auch was ihre Lage betrifft — »seitlich im Körper am Anfang der Endcanäle« — erinnern sie sehr stark an die von mir im Vorhergehenden beschriebenen Atrocyten bei *Acrorhynchus caledonicus*. Auffallend ist es jedoch, dass ich nicht gesehen habe, dass sich diese Zellen mit Vitalfarbstoffen färben. Möglicherweise können die im Vorhergehenden beschriebenen atrocytären Zellen bei *Mesostoma lingua* mit derartigen Riesenzellen im Zusammenhange stehen; in der Tat hat LUTHER (l. c.) auch bei *Mesostoma lingua*, *Tetracelis* und einigen anderen Arten Zellen beobachtet, welche an die Zellen bei *Rhynchomesostoma* erinnern.

Bei allen Turbellarien enthalten die Darmzellen Konkreme. Nicht selten beobachtet man unter diesen Konkrementen typische Kristalle oder Kristalldrüsen, welche stark an die Kristalle der Harnsäure und ihrer Salze oder an die von verschiedenen Protozoen bekannten Exkretkristallen erinnern (vgl. oben und Textfig. 5, e—j). In anderen Fällen sind die Konkreme rundlich mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet. Derartige Konkreme erinnern oft auffallend an die Konkreme aus den Nephridialzellen gewisser Anneliden (z. B. *Notomastus*; s. Fig. 28 e, S. 338 bei BURIAN 1913). Diese Konkreme bestehen ganz gewiss aus Guanin mit organischem Material. Auch die Harnsäure und ihre Salze können jedoch als konzentrisch geschichtete, oft radiärstrahlige Konkreme erscheinen, wie z. B. in den Nephridialzellen bei Mollusken (z. B. *Helix*; s. BURIAN l. c., Figg. 74, 75, 81 A, 95 u. s. w.). Bei den Sauropsiden besteht ja der breiige Harn grösstenteils aus solchen Harnsäurekügelchen (NOLL bei BURIAN 1921, Fig. 58, S. 857). Auch bei den Säugetieren hat man nach intravenöser Harnsäureinjektion durch die Blutbahn eine sphärolitische Sedimentbildung im Harn beobachtet (l. c., Fig. 60, S. 859). Ganz gewiss können jedoch Konkrementbildungen von ganz verschiedener chemischer Zusammensetzung in ähnlichen Formen erscheinen. Man vergleiche die eben erwähnten Konkreme mit den gleichfalls konzentrisch geschichteten Kalkkörpern bei den Cestoden, die wenigstens zum grössten Teile aus Calciumkarbonat bestehen (s. BURIAN 1913, Fig. 54, S. 401).

C. Allgemeine Zusammenfassung.

Als exkretorisch wirksame Organe oder Gewebe haben wir folgende zu betrachten:

A. Nicht emunktorielle Organe oder Gewebe.

1. *Der Darm.* Dieser dient bei allen untersuchten Formen als ein wichtiges Ausscheidungsorgan. Dies ist speziell bei den Tricladen der Fall. Auch bei den Rhabdocölen kommt die Darmexkretion überall vor, wenn auch andere exkretorische Einrichtungen vorhanden sein können, die es ermöglichen, dass die gebildeten Abfallsprodukte vollständiger und rascher unschädlich gemacht werden.
2. *Das Körperepithel.* Dieses dürfte in exkretorischer Hinsicht eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Bei *Stenostomum* scheint ein Teil der diffusibeln Exkretstoffe von den epithelialen, sauren Rhabditen aufgenommen und mit diesen ausgestossen zu werden. Bei *Microstomum* kann die Hautoberfläche möglicherweise als Durchgangspforte für gewisse, von Amöboeyten transportierte Abfallsprodukte dienen.
3. *Die Pigmentzellen.* Sie dienen als Speicherungsstellen für gewisse Exkretsubstanzen, welche sekundär wenigstens teilweise in Pigment umgewandelt zu werden scheinen. Andere von den Pigmentzellen aufgenommene oder

in denselben gebildete lösliche Abfallsprodukte werden später durch den Darm oder durch das Wassergefässsystem entfernt.

B. Emunktorielle Organe.

4. *Das Wassergefässsystem.* Die Wassergefäsepithelien selbst scheinen wohl nur bei einer geringen Anzahl von Formen (*Stenostomum*, *Gyratrix*, *Acro-rhynchus*) und nur in einer begrenzten, drüsenartigen Partie eine aktiv exkretorische Wirksamkeit zu haben. Relativ häufig kommen indessen im Anschlusse an das Wassergefässsystem stehende atrocytäre Drüsenzellen vor, welche die Aufnahme von gelösten Abfallstoffen und ihre weitere Abgabe an die Wassergefässe vermitteln.

Was die Art und Weise betrifft, wie die Abfallsprodukte zu den im Dienste der Exkretion stehenden Organen transportiert werden, so dürfte für die *Tricladen* als allgemeine Regel gelten, dass besondere für diesen Zweck wirksame Zellen — Wanderzellen — fehlen oder eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Der Transport der Exkrete scheint hier im wesentlichen auf zwei verschiedene Arten vor sich zu gehen:

- 1) rein mechanisch durch Leitung der festen Exkretpartikel zwischen den *fixen* Bindegewebszellen, eventuell unter Mitwirkung von Muskelkontraktionen,
- 2) durch Diffusion von gelösten Dissimilationsprodukten.

In ähnlicher Weise scheint der Transport der Exkrete auch bei den *Rhabdocölen* zu erfolgen. Im Zusammenhang mit der im allgemeinen mehr lockeren Struktur des Parenchyms (des Mesenchyms) finden wir indessen, dass gewisse freie Bindegewebszellen die Rolle von Wanderzellen, welche Exkretprodukte transportieren, übernehmen können (*Stenostomum*, *Microstomum*).

Die Frage nach der chemischen Natur der Exkretprodukte ist nicht Gegenstand näherer Untersuchungen gewesen. Die festen Vakuolenkonkremente im Darmepithel kommen jedoch nicht selten in Kristallformen vor, welche sehr stark an die Exkretkörper erinnern, die bei den Protozoen u. a. angetroffen und hier teilweise als Kalziumphosphate oder Harnsäurederivate betrachtet wurden. Solche Kristalle werden bisweilen auch in den Pigmentzellen angetroffen, neben schwerer definierbaren, unregelmässigen Konkrementen. Gleichartige Exkretstoffe dürften in gewissen Fällen in gelöstem Zustand vom Wassergefässsystem abgegeben werden (z. B. bei *Gyratrix*). Auch andere Dissimilationsprodukte scheinen indessen in fester Form auftreten zu können. Die Darmkonkremente sind, ebenso wie die Wassergefässkonkremente bei *Gyratrix* und *Stenostomum*, wenigstens teilweise in Säuren leicht löslich und erinnern dadurch wie auch durch ihr Aussehen oft an die bei den Cestoden beschriebenen Kalkkörper, welche, wie angenommen wird, aus Kalziumkarbonat bestehen. Auch andere Stoffe können möglicherweise in den Vakuolenkonkrementen enthalten sein und sowohl ihr wechselndes Aussehen, als auch ihr verschiedenes Verhalten Lösungsmitteln gegenüber bedingen.

D. Schlusswort.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass wir uns an der Hand von Färbungsversuchen auch über den normalen Exkretionsmechanismus eine Vorstellung bilden können. Es kann jedoch die Frage erhoben werden, ob die *normale* Exkretionswirksamkeit *ausschliesslich* an die Organe gebunden ist, welche bei der *Farben*exkretion wirksam sind. Man könnte sich z. B. denken, dass eine Exkretion von gelösten Abfallsprodukten auch in den Teilen des Wassergefässsystems stattfindet, die bei der Farbenexkretion *nicht* mitwirken.

Dass eine *aktive*, m. a. W. drüsenartige, Exkretion von Abfallsprodukten an solchen Stellen stattfinden sollte, wo die Färbungsversuche keine Veranlassung gaben, eine Exkretionstätigkeit zu vermuten, halte ich für äusserst unwahrscheinlich. Die vorhergehende Darstellung hat zahlreiche Belege dafür ergeben, dass gerade *jene* Teile des Wassergefässsystems, denen man auf Grund der histologischen Struktur oder des Inhaltes der Wassergefässepithelien (Plasmakörner, Vakuolen, Konkrementen) eine aktive exkretorische Rolle zuschreiben könnte, auch bei der Farbenexkretion wirksam sind. Auch in der Vertebratenniere werden Vitalfarbstoffe von den Partien der Nierenepithelien aufgenommen und ausgeschieden, die an der normalen aktiven Exkretionstätigkeit beteiligt sind. Die Zellen der zweiten Schlinge vermögen sogar reichliche Mengen der als lipoidunlöslich betrachteten Sulfonsäurefarbstoffe zu speichern, die von anderen Zellen nicht gespeichert werden.

Es fragt sich indessen, ob die Wassergefässepithelien auch nicht als *passive Filtrationsmembranen* für die Abfallsschlacken dienen. Da das Wassergefässsystem von Wasser durchspült wird, erscheint es ohne weiteres mehr als wahrscheinlich, dass auch ein Teil der gelösten kristalloiden Abfallsprodukte der Körpers dabei ausgeschwemmt wird. Diese würden demnach einfach durch die Wassergefässwände hindurchfiltrieren. Dagegen kann angeführt werden, dass *sich die Wassergefässepithelien sicherlich nicht wie eine leblose Filtrationsmembran verhalten*. Es ist durch eine sehr grosse Anzahl von Untersuchungen sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren festgelegt worden, dass zahlreiche Stoffe, welche durch leblose Membranen leicht hindurchfiltrieren, von den Zellen gar nicht oder nur in sehr geringer Ausdehnung aufgenommen werden. Vor allem ist die sehr geringe Permeabilität für anorganische Salze bemerkenswert (vgl. HÖBER 1914, S. 396). Auch Harnstoff diosmiert verhältnismässig langsam (ungefähr mit der gleichen Geschwindigkeit wie Glycerin; vgl. HÖBER l. c., S. 395). Wir müssen also eine besondere Permeabilität der Wassergefässepithelien für diese Stoffe voraussetzen, wenn wir uns denken sollten, dass eine passive Filtration von solchen Stoffen in etwas grösserer Menge vor sich gehen sollte. Solche Abweichungen von den Permeabilitätsregeln scheinen freilich gerade bei exkretorischen Epithelien nicht so ungewöhnlich zu sein. Wenn man aber diese scheinbar rein passiven Filtrationserscheinungen etwas näher untersucht, so scheinen sie mit aktiven Sekretionserscheinungen so eng verbunden zu

sein, dass der alleinige Filtrationsanteil des Exkretionsmechanismus sehr schwer zu bestimmen ist. So weiss man betreffs der Vertebratenniere mit ziemlich grosser Gewissheit, dass wenigstens Chloriden und Harnstoff dem Wasserstrom durch die Glomeruli zu den Harnkanälen mitfolgen. Es lässt sich also vermuten, dass die Glomeruluswände als blosse Filtrationsmembranen dienen. Werden indessen die Kanalepithelien zerstört (Vergiftung mit NaF), so fliesst eine im Verhältnis zum Blut stark hypotonischer Harn ab. Berechnungen über den Filtrationsdruck der zum Abpressen dieses hypotonischen Harns erforderlich sein würde (mehr als 3000 mm. Hg!), zeigen dass man nebst der Filtration eine *aktive Glomerulussekretion* voraussetzen muss. Auch andere Versuche ergeben, dass die Glomeruli aktiv exkretorische Fähigkeiten besitzen (vgl. HÖBER, S. 655—57). Aus Messungen über den Sauerstoffverbrauch der Niere bei Injektion verschiedener Diuretica (NaCl , Na_2SO_4 , Harnstoff u. s. w.) scheint hervorzugehen, dass einige von diesen Stoffen, z. B. NaCl durch reine Filtration abgeschieden werden, während die Absonderung anderer Stoffe, darunter die des Harnstoffs eine aktive exkretorische Nierenarbeit voraussetzt. Betreffs einer anderen der spezifischen N-haltigen Exkretstoffe, der *Harnsäure*, ist es bekannt, dass sie — ebenso wie auch wahrscheinlich ein grosser Teil des Harnstoffs — durch Sekretion von den Epithelien der Tubuli contorti abgesondert wird (vgl. NOLL 1921, siehe BURIAN).

Es scheint also, dass die Absonderung der spezifischen Harnbestandteile hauptsächlich eine Folge aktiver Sekretionstätigkeit in den Glomeruli und Kanalepithelien ist. Und doch sind die Bedingungen einer kräftigen Filtration von Exkretstoffen in der Vertebratenniere sicher ausserordentlich viel grösser als im Wassergefässsystem der Plathelminthen (vgl. die starke Kapillarverzweigung und die grosse Stromgeschwindigkeit des Blutes in diesen Kapillaren). Wenn wir finden, dass sich z. B. bei *Dendrocoelum* die Darmzellen im Hungerzustande mit Konkrementen oder Kristallen füllen, so ist dies ein deutliches Zeichen dafür, dass die Exkretion der betreffenden Stoffe nicht oder nur in sehr untergeordnetem Grade durch Filtration durch das Wassergefässsystem erfolgt.

Es ist demnach unwahrscheinlich, dass reine Filtrationsprozesse für die Elimination der kristalloiden Abfallsprodukte (vielleicht mit Ausnahme von NaCl) eine Rolle spielen. Die Exkretion setzt eine aktive Tätigkeit von Zellen voraus, welche besonders darauf eingerichtet sind diese Produkte aufzunehmen und auszuscheiden.

Man kann vermuten, dass die granulären oder vakuolären Apparate, welche Farbstoffe aufnehmen, auch als exquisite Lösungsmittel für mehr oder weniger schwer lösliche Abfallsprodukte fungieren (vgl. S. 116—17); vielleicht liegt ihre Bedeutung gerade darin. Diese Auffassung findet in den Verhältnissen der Vakuolen der Darmzellen eine Stütze: je stärker ihre Färbbarkeit ist, desto geringere Mengen von festen Fällungsprodukten enthalten sie und umgekehrt. Nimmt der Gehalt an Stoffen ab, welche die Färbbarkeit bedingen (säurehaltige Kolloide), so kommt es also zu einer Ausfällung der schwer löslichen Exkretstoffe (ebenso wie der Farbensubstanz). Die gleichen Verhältnisse wurden in den Pigmentzellen beobachtet.

Auch hinsichtlich des Wassergefäßsystems besitzen wir Erfahrungen welche darauf hindeuten, dass die mit Vitalfarbstoffen färbaren Wassergefäßelemente sonst schwer lösliche Stoffe in gelöstem Zustande erhalten (vgl. z. B. *Gyatrix*). Dadurch, dass die exkretorisch wirksamen Zellen derartige spezielle Speicherungsapparate besitzen, wird ferner eine Endosmose von schwer löslichen Stoffen in weit höherem Masse ermöglicht als in Zellen ohne solche Apparate.

Es kann zusammenfassend gesagt werden, dass alle unsere Erfahrungen dafür sprechen, dass die normale Exkretionstätigkeit von denselben Organen und Zellen ausgeübt wird, welche bei der Exkretion von Farbstoffen wirksam sind, und dass keine Tatsachen konstatiert werden konnten, die es wahrscheinlich machen, dass eine Ausscheidung von Abfallsprodukten an irgendeiner anderen Stelle vor sich geht.

IV. Allgemeiner Teil.

A. Vergleichende Übersicht über den nicht-emunktoriellen Exkretionsmechanismus.

Inwiefern stimmen die im Vorhergehenden angeführten Resultate mit den Auffassungen über die Exkretionsprozesse, welche von verschiedenen Forschern auf diesem Gebiete angeführt wurden, überein oder sprechen sie dagegen? Leider wurden hierhergehörende Fragen beinahe immer ausserordentlich stiefmütterlich behandelt und meistens nur im Zusammenhang mit anatomischen Untersuchungen.

Von besonderem Interesse sind LÖHNERS Untersuchungen über die Exkretionsverhältnisse bei den Acölen, welche meine Studien an tricladen und rhabdocölen Formen komplettieren können. LÖHNER hat, wie früher erwähnt wurde, gefunden, dass sich die Exkretstoffe aus allen Teilen des Körpers ständig in dem zentralen Teile des Parenchyms sammeln und durch die Mundöffnung ausgestossen werden. Auch bei den mit einem ausdifferenzierten Darm versehenen Formen findet sich, wie aus dem Gesagten hervorgeht, die gleiche Exkretionsart bewahrt. Dies verdient umsomehr hervorgehoben zu werden, als man in dem Wassergefässsystem der letzteren einen speziellen Exkretionsapparat finden wollte, der eine vollständigere Entfernung der Schlacken des Körpers ermöglicht und sich eventuell im Zusammenhang mit der zunehmenden Körpergrösse entwickelt hat (LANG u. a.). Auch LÖHNER sieht in der Exkretionsart der Acölen eine Art Ersatz für das Wassergefässsystem. Dass diese Anschauungsart nicht richtig sein kann, dürfte kaum nötig sein näher hervorzuheben, nachdem wir gesehen haben, dass die Ausscheidung durch den Darm eine bei den Turbellarien durchgehends vorkommende Exkretionsform ist.

In der Art und Weise, wie die Exkretstoffe gesammelt und transportiert werden, stimmen die Acölen speziell mit den Tricladen überein. LÖHNERS Beschreibung des Vitalfärbungsprozesses bei *Convoluta pelagica* könnte in der Tat ebensogut für z. B. *Dendrocoelum* gelten. Die gefärbten Tropfen, welche bei Vitalfärbung auftreten, entsprechen hauptsächlich, wie ich zu zeigen versucht habe, lokalen Dissimilationsherden, wo Assimilationsprodukte, speziell Öltropfen zersetzt und säurehaltige Stoffe gebildet werden, welche die Färbbarkeit mit Vitalfarbstoffen bedingen. Die festen oder flüssigen Abfallsprodukte werden zum Darm transportiert und schliesslich bei der Defäkation entfernt. Dass der Exkretionsmechanismus bei den Land-

tricladen ebenso beschaffen ist wie bei den Süsswasserformen dürfte wohl vorausgesetzt werden. Es wird auch oft angegeben, dass das Darmepithel bei den letzteren Konkremeente enthalte. »Letztere sind bald glasartig helle, lichtbrechende eckige Körperchen, bald hellgelb bis dunkelbraun gefärbt, in wechselnder Menge den distalen Enden der Darmzellen inkorporiert und auch in den Divertikeln vorzufinden» (v. GRAFF 1899, S. 114).

Bei den *Rhabdocölen* treten intrazelluläre Exkretablagerungen auf; Vitalfarbstoffen gegenüber verhalten sich die Exkrete enthaltenden Mesenchymzellen als echte Atrocyten. Wo geformte Assimilationsprodukte, Öltropfen u. dgl. im Mesenchym vorkommen, finden wir sie in den Bindegewebszellen eingeschlossen, niemals frei in der Perivisceralflüssigkeit suspendiert. Dies erinnert uns an die Verhältnisse bei den Formen mit einem Cölom, z. B. an die Anneliden. Auch der Transport der Abfallsprodukte geht, soweit wir diesen Prozess studieren konnten (z. B. bei *Stenostomum*), intrazellulär vor sich.

In diesem Zusammenhang betrachtet bekommen auch die interessanten, scheinbar so eigentümlichen Exkretionsverhältnisse bei gewissen *parasitischen Rhabdocölen* ihre Erklärung. v. GRAFF (1903) hat bei einer dieser Formen, *Graffilla buccinicola*, zwei Arten von Bindegewebe gefunden: ein gewöhnliches, zelluläres Bindegewebe, mit eingestreuten grossen, freien Amöboidzellen, welches ausschliesslich das Parenchym in der hinteren Körperhälfte bildet, und ein eigentümliches, blasiges Bindegewebe, welches den vorderen Teil des Körpers einnimmt. v. GRAFF's Deutung der Funktion des blasigen Bindegewebes und seine Schilderung der Entstehungsart desselben sind von so grossem Interesse, dass sich mir erlaube seine Auslegung kurz zusammenfassend zu zitieren (S. 18, 19): »Ich halte das als »blasiges Bindegewebe« beschriebene System von Zellen für einen Exkretions-Apparat, umso mehr, als ich sonst nichts gefunden habe, was auf einen solchen zu beziehen wäre . . . Die eigentlichen Exkretophoren sind wahrscheinlich jene grossen, im ganzen Körper verteilten »amöboiden Zellen«, welche sich mit Exkretionsstoffen beladen und dann zu den Zellen des blasigen Bindegewebes werden . . . Sie nehmen an Grösse zu und rücken in dem Masse vor, als am Vorderende des Körpers ein Zerfall der Blasen Zellen und eine Ausfuhr der dadurch frei gewordenen Exkretballen aus dem Wege der Gewebslücken nach der Pharyngealtasche stattfindet».

Wir finden also auch hier freie Bindegewebszellen, welche die Exkretstoffe zu einem Teile des Darmkanals (der Pharyngealtasche) transportieren. Diese Art der Exkretion bedeutet nach dem früher Gesagten nichts Neues. Dass sich die exkretorische Funktion nicht als Ersatz für einen fehlenden Wassergefässapparat ausgebildet haben kann, wie v. GRAFF meint, ist ebenfalls ziemlich klar. Das einzige bei *Graffilla* prinzipiell abweichende Verhalten ist die kolossale Volumszunahme der Amöboidzellen. Diese kann in der Tat vielleicht mit dem Verschwinden des Wassergefässapparates in Zusammenhang gebracht werden, insofern als die Amöboidzellen den Überschuss an Wasser aufzunehmen scheinen, den in gewöhnlichen Fällen das Wassergefässsystem abzuführen hat. (Weiters hierüber siehe im Schlusskapitel.)

Im Vergleich mit der *Darmexkretion* scheint die *Hautexkretion* bei den Turbellarien nach meinen Untersuchungen nur eine sehr untergeordnete Rolle zu spielen.

In vielen Fällen, wo man gewisse Gründe für die Annahme einer solchen Hautexkretion gehabt zu haben glaubte (vgl. die Einleitung), haben die Färbungsversuche keine Beweise hierfür geliefert. Dies gilt z. B. für die sogen. wasserklaren Räume im Epithel zahlreicher Rhabdocölen und Allöocölen. BÖHMIG (1891) hat konstatiert, dass diese keine Vakuolenbildungen sind, sondern dass sie durch Porenkanäle, welche die Basalmembran in schiefer Richtung durchbohren, mit den inneren Teilen des Tieres in Verbindung stehen. Er hat allerdings gesehen, dass sich diese Gebilde bei vitaler Methylenblaufärbung »blassblau« färbten; bei den von mir verwendeten schwachen Farbkonzentrationen habe ich jedoch niemals gesehen, dass ihr Inhalt sich färbte. Dieser besteht, wie BÖHMIG gefunden hat, aus Schleim, der wohl kaum als ein wirkliches Exkret aufgefasst werden kann. In gewissen Fällen hat man jedoch in den wasserklaren Räumen granuläre Massen gesehen, die als Exkretprodukte gedeutet werden könnten. Ja, bei *Bothrosostoma personatum* hat LUTHER sogar eine Auswanderung von Pigmentkörnern aus dem Körperinneren durch diese offenen Bahnen zu finden geglaubt. Ich habe selbst bei dieser Art solche im Epithel liegende Ansammlungen von Pigmentkörnern beobachtet, u. zw. umso reichlicher, je stärker pigmentiert die Exemplare waren. Das Epithelpigment steht in deutlichem Zusammenhang mit Ausläufern von den Pigmentzellen des Mesenchyms. Bei Tieren, welche mit Methylenblau vital gefärbt und dann in reinem Wasser liegen gelassen worden waren, habe ich nach einigen Tagen blaue Körner in den epithelialen Pigmentbahnen beobachten können; nach einigen weiteren Tagen wurde festgestellt, dass die weiter zentral liegenden Teile des Pigmentnetzes entfärbt waren (rein braunschwarze Pigmentkörnchen), während die peripher und im Epithel liegenden Körner weiterhin stark blau waren. Schliesslich wurden die Tiere ganz und gar entfärbt. Diese Beobachtung spricht dafür, dass wenigstens der Farbstoff durch Hautexkretion entfernt wird. — Ein Vergleich zwischen den Verhältnissen bei *Mesostoma lingua* und *Bothrosostoma personatum* ist interessant. In beiden Fällen wird das Methylenblau in die Pigmentzellen aufgenommen. Bei der ersteren Art wird der Farbstoff definitiv gespeichert, bei der letzteren durch das Epithel ausgeschieden. Bei der ersteren Art kommt im Epithel kein Pigment vor, bei der letzteren ist dies dagegen der Fall. Es liegt da sehr nahe sich zu denken, dass das Gleiche, was für den Farbstoff gilt, auch für das Pigment Geltung hat. Dieses würde demnach bei *Bothrosostoma* wenigstens teilweise einer Hautexkretion unterworfen sein (vgl. LUTHER). Die Verhältnisse bei *Bothrosostoma* dürften jedoch ziemlich allein dastehen. Wenigstens habe ich bei einigen anderen von mir untersuchten pigmentierten Formen (*Dalyella cuspidata*, *Strongylostoma radiatum*, *Mesostoma productum* u. a. m.) keine Exkretion durch das Epithel beobachten können, weder von in den Körper aufgenommenen Farbstoffen noch von Pigmentkörnchen.

Bei gewissen Polycladen beobachtet man nicht selten gelbliche, lockere Körnchen oder Klumpen in und unter dem Epithel, welche wahrscheinlich mit einer bei

diesen Formen vorkommenden Hautexkretion in Zusammenhang stehen. Nach Vitalfärbung einiger grosser *Leptoplana*-Exemplare mit Alizarin beobachtete ich, dass zahlreiche dieser Klumpen sich sehr intensiv färbten (Textf. 15, b). Leider hatte ich keine Gelegenheit zu beobachten, ob die gefärbten Klumpen wirklich durch die Haut entfernt wurden, was ja sehr wahrscheinlich ist.



Fig. 15.

a: *Prostheceraeus vittatus*, Kristallen im Parenchym. — *Leptoplana tremellaris*, Teil der Körperperipherie nach vitaler Alizarinfärbung. (Al. Alizarinatrocyten, Ep. Epithel, Exkr. Exkretkörner).

Weit allgemeiner als die Hautexkretion dürfte unter den Turbellarien eine mehr oder weniger *permanente Exkretspeicherung* vorkommen. Solche Depots von Exkreten finden wir innerhalb aller Gruppen der Turbellarien. Bei den Acölen treten sie im Parenchym oder zwischen Epithel und Hautmuskelsack in Form von gegen Säuren resistenten Konkrementen auf, welche v. GRAFF (in BRONN 1905, S. 1923) als rundliche oder gestreckte, prismatische kleine Körper beschreibt, die in durchfallendem Lichte opak, bräunlich und bisweilen irisierend, im auffallenden Lichte glänzend weiss sind. Diese bilden bei *Convoluta convoluta* ein paar weisse Querbinden, die sich indessen erst bei älteren Exemplaren zeigen. Auch die Beobachtung, »dass die Concremente erst nach der normalen Pigmentierung auftreten und mit dem Wachstum an Zahl zunehmen« (v. GRAFF l. c.) zeigt, dass hier wirklich ein Fall von permanenter Exkretspeicherung vorliegt. In anderen Fällen, wo keine Konkrementablagerung vor sich zu gehen scheint, wie bei *Convoluta roscoffensis*, kann dieser Umstand, wie KEEBLE (1907) betont, möglicherweise mit dem Vorkommen von symbiotischen Algenzellen in Zusammenhang gesetzt werden. Diese sollten nicht nur die vom Wirtstiere erzeugte Kohlensäure verwenden, sondern auch die nicht gasförmigen Abfallsprodukte, vor allem die stickstoffhaltigen, zu denen KEEBLE auch die Konkremeente rechnet. Eine gute Stütze für diese Beobachtung findet er in der Beobachtung, dass bei zoochlorellfreien Larven Massen von langen, nadelförmigen Kristallen, die in Vakuolen eingeschlossen sind, im Parenchym auftreten. Es liegen ja alle Gründe für die Annahme vor, dass die chemisch nicht näher untersuchte Substanz, aus der die Kristallnadeln in diesem Falle aufgebaut sind, normalerweise von den Algen aufgenommen und ausgenützt wird. Wenn man also einerseits KEEBLE Recht geben könnte, wenn er die Wahrscheinlichkeit hervorhebt, dass die

Algen für das Wirtstier die Rolle eines sekundären Exkretionsgewebes spielen, so muss man sich andererseits davor hüten einen so weit gehenden Schluss zu ziehen wie den, dass dieses »Exkretionsgewebe« sich als Ersatz für ein fehlendes Wassergefässsystem ausgebildet hat (KEEBLE). Das Fehlen eines Wassergefässsystems ist ja für alle »Acölen« charakteristisch und unabhängig von der Gegenwart oder dem Fehlen von symbiontischen Algenzellen.

Auch bei den Turbellarien mit einem Wassergefässsystem finden wir zahlreiche Andeutungen für das Vorkommen von mehr oder weniger permanenten Exkretablagerungen. Solche Exkretablagerungen sind z. B. bei den Rhabdocölen nicht ungewöhnlich. Sie kommen besonders häufig in Pigmentzellen eingeschlossen vor (vgl. S. 137). Bei Formen, wo das Pigment spärlich ist oder nur in Form von Zeichnungen vorkommt, welche für die betr. Art typisch sind, werden sie jedoch auch ohne Zusammenhang mit dem Pigmente angetroffen. Sie können feste, oft etwas gelbgrün gefärbte Körner oder Klumpen bilden, die oft zusammen mit Öltropfen im Parenchym vorkommen. Oder auch bilden sie lange Züge von ungefärbten Körnern. In zahlreichen unter diesen Fällen dürfte jedoch die Exkretablagerung nur von provisorischer Natur sein: so z. B. dort, wo ähnliche Exkretkörpern auch in den Darmzellen angetroffen wurden, wie bei *Castrada*-Arten (vgl. auch die Färbungsversuche mit *Phaenocora*).

Bei den Polycladen kommen häufig gelbliche Körnchen oder Klumpen im Parenchym vor, die aufgespeichert oder durch die Haut (vgl. oben!) hinausbefördert werden können. In den Parenchymlaschen liegende Kristallnadeln habe ich sehr oft bei *Prostheceraeus*-Exemplaren beobachtet, welche einige Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden (Textf. 15, a); diese Exkretablagerung wurde jedoch sicherlich nur durch die ungünstigen Aquariumbedingungen verursacht. — Es dürfte in der Tat äusserst schwer und vielleicht überhaupt unmöglich sein, wirklich bindende Beweise für die permanente, bezw. provisorische Natur derartiger im Parenchym vorkommender Exkretablagerungen zu liefern. Als Beispiel für eine unzweifelhaft permanente Exkretspeicherung bei den Polycladen kann *Planocera inquilina* genannt werden. Bei dieser Art kommt unter dem Epithel der Dorsalseite eine netzförmige, weisse Zeichnung vor, die aus glänzenden Konkrementen, wie bei gewissen Acölen, besteht.

Es ist unsicher welche Rolle die *Geschlechtsorgane* in exkretionsphysiologischer Hinsicht spielen. Teile des Fortpflanzungsapparates zeigen nicht selten ausgeprägt atrophytäre Eigenschaften: so z. B. die sogen. falschen, paarigen Samenblasen und der »Uterus« bei *Dendrocoelum lacteum*, die männlichen Geschlechtsdrüsen bei *Procerodes*, *Uteriporus*, *Gyratrix* u. a., die Bursa copulatrix beim letzteren u. s. w. In allen diesen Fällen dürfte es *Drüsensekret* sein, welches Farbe annimmt; man weiss in der Tat, dass das Epithel in den genannten Organen oft Vakuolen enthält, welche mit einer Substanz gefüllt sind, die auch im Organlumen angetroffen werden kann (BÖHMIG 1906, S. 449, v. GRAFF 1915, S. 3103—5 u. a.). Eine ähnliche Atrophytose können auch die sogen. Zwischenzellen im Hoden von Wirbeltieren ausüben. Diese Zellen speichern z. B. Karmin, Pyrrhol- und Trypanblau auf. Bei der Spermio-genese sollen sie sich nach GOLDMANN (Zit. nach v. MÖLLENDORFF. 1920) zwischen die

Sertolischen Zellen eindringen und ein tropfenförmiges, mit Neutralrot stark färbbares Sekret absondern, dem GOLDMANN nutritive Bedeutung zuschreibt.

In gewissen Fällen haben Färbungsversuche deutlich an den Tag gelegt, dass diffusible Stoffe auf diese Weise von den Geweben der Umgebung gespeichert werden können. Bei *Uteriporus* habe ich nach Färbung mit Neutralrot beobachtet, dass die Farbenklumpen in den Follikeln des Testikels erst auftreten, nachdem die Tiere einige Zeit lang in reinem Wasser gehalten wurden. Bei *Gyatrix* wurde sogar eine massenhafte kristallförmige Ausfällung von Farbstoff (Nilblau) im Testis und in der Bursa copulatrix beobachtet.

Es ist möglich, dass die Sekretion in diesen Fällen auch eine exkretorische Bedeutung haben kann. Welche Stoffe es sind, die auf diese Weise abgesondert werden, wissen wir jedoch nicht. Feste Exkretprodukte habe ich nicht mit Sicherheit in den atrocytären Teilen der Geschlechtsorgane beobachten können.

Sowohl bei den Cölenteraten als auch bei den höheren Gruppen der Würmer finden wir Exkretionsarten, die in vielen Punkten an die eben beschriebenen bei den Turbellarien erinnern. Die Cölenteraten scheinen die Exkretprodukte in erster Linie durch die Körperoberflächen, die Darmwand und die äussere Körperwand abzugeben, aber auch eine intrazelluläre Exkretspeicherung scheint vorzukommen. So beobachtete MASTERMAN (1894) bei einem Kalkschwamm (*Grantia compressa*), den er einige Minuten lang in einer Karmin suspension liegen liess, dann für einige Zeit in reines Wasser brachte und untersuchte, den Austritt von mit Karmin beladenen Mesogloezellen aus dem Ektoderm. Auch in dem entodermalen Kanalsystem konnte ein solches Ausstossen von karminhaltigen Mesogloezellen beobachtet werden. Bei *Alcyonium digitatum* beobachtete Miss PRATT (1905) eigentümliche, zusammenhängende, verzweigte Mesogloezellen, die sich nach Injektion von Karmin mit Farbstoffen beladen. Ob sie dann durch die Wände der entodermalen Kanäle auswandern oder in der Mesogloea liegen bleiben scheint nicht völlig klar zu sein (vgl. BURIAN, S. 282—83).

Der Darm der Anneliden zeichnet sich oft durch eine lebhaft exkretorische Wirksamkeit aus. Dabei können entweder aus der Leibeshöhle kommende, mit Exkret beladene Phagozyten (bezw. Atrocyten) das Darmepithel durchwandern und ihren Inhalt in das Darmlumen entleeren (*Lumbricus*), oder es können auch gewisse Teile der Darmwand selbst zu Exkretsammlern umgewandelt sein (Sylliden, Aphroditiden). Die lebhaft Darmexkretion scheint oft damit zusammenhängen, dass die Exkretion durch die eigentlichen Ausscheidungsorgane aus dem einen oder dem anderen Grunde unzureichend ist. So finden wir bei *Capitella* eine stark entwickelte Darmexkretion; die Nephridien öffnen sich hier nicht an der Körperoberfläche, sondern endigen blind (EISIG 1887). Bei Polychäten, wo der Darm in stärker hervortretendem Grade an der Exkretion teilnimmt — z. B. bei Sylliden und Aphroditiden — fehlen Exkretophoren, welche bei anderen Formen das Exkretmaterial auf sammeln, welches dann durch die Nephridien entfernt wird. Andererseits »lassen Polychäten mit gut entwickeltem Exkretophorengewebe — *Cirratulus*, *Polymnia*, *Nereis*, *Arenicola* u. s. w. — eine aktiv exkretorische Tätigkeit des Darmepithels ganz

regelmässig vermissen, und das gleiche gilt für die gesamten Oligochäten mit ihrem stets mächtig ausgebildeten Chloragog» (BURIAN, S. 388).

Auch eine Exkretion durch die Haut kommt vor. Nach Farbeninjektionen hat man beobachten können, dass sich Wanderzellen in der Leibeshöhle mit Farbsubstanz beladen, welche sowohl auf phagocytärem Wege (z. B. Tuschpartikel), als auch durch Atrocytose (gelöste Farbstoffe) aufgenommen werden kann. Diese Wanderzellen dringen dann durch die Muskelbündel hindurch in die Epidermis ein und gehen dort zu Grunde. Durch Injektionen von Neutralrot habe ich diesen Prozess studieren können, speziell bei *Lumbriculus*. In gewissen Fällen (z. B. bei *Lumbricus*) scheint die Haut wirklich als Exkretionsorgan zu dienen, in anderen Fällen dürfte das in der beschriebenen Weise zum Integument transportierte Exkretmaterial gespeichert werden, um zu Pigment umgebildet zu werden. Eine solche Umwandlung in Pigment hat GRAF (1894) auch bei Hirudineen (*Nepheleis*) beobachtet.

B. Über das Wassergefässsystem als Emunktorium.

Im Folgenden werden wir zuerst die exkretorische Bedeutung des Wassergefässsystems näher untersuchen und dabei festzustellen versuchen, ob eine allgemeine funktionelle Aufteilung des Wassergefässsystems sich durchführen lässt. Diese Fragen sollen von zwei Gesichtspunkten aus behandelt werden:

1) ausgehend von den allgemeinen Schlüssen, zu denen uns eine vergleichende Untersuchung über *das Verhältnis des Wassergefässsystems zu den Vitalfarbstoffen* führen kann;

2) ausgehend von unserer Kenntnis über *die normalen Exkretionsprodukte* bei Formen, welche mit einem Wassergefässsystem versehen sind, und von der Rolle, welche das betr. Organ für die Entfernung derselben aus den Geweben des Körpers spielt.

In dem zweiten Kapitel wird auch der Versuch gemacht, die im ersten Kapitel dargestellten Erfahrungen auf die normale Exkretion anzuwenden. Wegen der allgemeinen Bedeutung der Frage — das Wassergefässsystem ist ja ein bei den niederen Evertibraten allgemein vorkommendes Organsystem — mussten zahlreiche vergleichende Punkte herangezogen werden.

Die erhaltenen Ergebnisse führen uns danach zu einem Vergleich mit den Solenocytnephridien und zu einer kritischen Beurteilung der Theorie über die Entwicklung der Funktionen des Wassergefässsystems, welche von WILLEM (1910) aufgestellt worden ist (Kap. 3).

Schliesslich soll der Versuch einer allgemeinen Deutung der Funktionen des Wassergefässsystems gemacht werden (Kap. 4).

1. Das Verhältnis des Wassergefäßsystems zu den Vitalfarbstoffen.

a. Turbellarien.

Hier sollen nur die Hauptergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen in Kürze rekapituliert werden (s. den spez. Teil!).

Bei den *Tricladen* scheint das Wassergefäßsystem kaum eine grössere Rolle bei der Farbstoffexkretion zu spielen. Bei *Dendrocoelum* ist es mir trotz eines sehr grossen Versuchsmaterials nur einige wenige Male geglückt einen deutlichen granulären Wassergefässbelag (nach Methylenblaufärbung) zu erhalten. Es ist interessant die Verteilung der Farbkörner (Blasen) längs des Wassergefäßsystems zu studieren. Bei *Dendrocoelum* (Textf. 9, a) finden wir eine besonders starke Ansammlung von Farbkörnern ringsum die dorsalen Mündungsporen und in den Wänden der von ihnen ausgehenden grösseren Sammelgefässen, während die Granulierung in dem feineren Kanalnetz abnimmt. Bei *Procerodes* und *Uteriporus* (Textf. 9, b—d) werden die feinen Farbkörner (Methylenblau, Alizarin) ebenfalls in den Wänden der Wassergefässe gebildet; das pharyngeale Kanalnetz (fehlt bei *Dendrocoelum*) nimmt eine Sonderstellung ein, indem es sich nicht mit Alizarin, wohl aber mit Methylenblau färben lässt. Weder in dem einen noch in dem anderen Falle finden wir ein Zeichen dafür, dass Farbe in die Terminalzellen aufgenommen wurde.

Bei den *Rhabdocölen* finden wir ähnliche Verhältnisse. Wenn wir die Verteilung der Neutralrot- oder Alizaringranula in dem Wassergefäßsystem bei *Gyratix* (T. II, Fig. 11, Textf. 12, c—d) studieren, so finden wir, dass sie auf sehr scharf begrenzte Partien des Kanalsystems beschränkt sind. Die Terminalorgane scheinen an der Farbenexkretion nicht teilzunehmen. Eine funktionelle Verschiedenheit zwischen verschiedenen Teilen des Wassergefäßsystems bei dieser Form tritt auch insofern zu Tage, als Alizarin nur von den konkretmentführenden Wassergefässampullen aufgenommen und abgesondert wird, nicht aber von der mit Neutralrot vital gefärbten Partie.

Bei *Stenostomum* wird Neutralrot nicht oder nur in geringem Masse vom Wassergefäßsystem abgesondert und auch Alizarin wird zum grössten Teile durch den Darm abgeführt. Die farbenexkretorische Tätigkeit ist auf die Wände der proximalen Wassergefässchen beschränkt, wogegen der distale Schenkel und seine Verzweigungen einschliesslich der Endkapillaren und Terminalzellen bei den Farbenexkretion völlig inaktiv sind.

Bei *Acerorhynchus* konnten allerdings die Wimperzellen selbst nicht entdeckt werden; die grösseren Wassergefässstämme weisen indessen einen deutlichen Zusammenhang mit der Farbenexkretion auf, und die farbenexkretorische Tätigkeit des eigentlichen Wassergefässnetzes wird durch besondere mesenchymatische Drüsenzellen (»Adnexzellen») vermittelt.

Was die übrigen rhabdocölen Turbellarien anbetrifft, so finden wir, dass Farbstoffe nur in sporadischen Fällen durch das Wassergefäßsystem aufgenommen und

abgesondert werden. Bei *Mesostoma lingua* und nabestehenden Formen wird Neutralrot von Atrocyten auf den Wassergefässen aufgenommen (T. II, Fig. 9, 10). Diese Atrocyten folgen jedoch weder den Endkapillaren noch den in den »Exkretionsbecher« einmündenden Endstämmen. Ob die Kanalwege, unabhängig von den Atrocyten, bei diesen Formen Farbstoff aufnehmen können scheint jedoch zweifelhaft zu sein. Möglicherweise könnte man jedoch eine von LUTHER (1921) gemachte interessante Beobachtung nach dieser Richtung hin deuten. L. hat mit einer Anzahl Rabdocölen Vitalfärbungsversuche gemacht. Bei einem Versuche hielt er *Mesostoma lingua* in schwacher Dahliälösung und übertrug die Tiere dann in reines Wasser. Kurze Zeit nachher erwiesen sich die Wassergefässendstämmen als »sehr deutlich blass violett gefärbt, während sonst nirgends eine Färbung zu sehen war«. L. ist geneigt dieses Färbungsergebnis so zu deuten, »dass der Farbstoff an dieser Stelle (also nicht etwa durch die Terminalorgane) ausgeschieden wurde, dass also die Endstämmen nicht nur die Funktion ableitender Kanäle haben würden, sondern dass sie auch abscheidende Organe wären, durch die andere Stoffe abgeschieden werden könnten als durch die übrigen Teile des Exkretionssystems« (S. 54—55). Dass diese Auffassung, welche jedoch von L. selbst mit grösster Reservation vorgebracht wird, insofern richtig ist, als die Farbenexkretion durch die Wassergefässkanäle und nicht durch die Terminalzellen erfolgt, dürfte kaum zweifelhaft sein.

Eine noch bestehende Lücke in unserer Kenntnis über das Verhältnis des Wassergefässsystems zu den Vitalfarbstoffen bezeichnen die Verhältnisse bei den *Polycladen*. Es muss indessen scharf hervorgehoben werden, dass wir nicht einmal wissen, ob alle *Polycladen* überhaupt ein Wassergefässsystem besitzen. Nur SCHULTZE (1851) und LANG (1884) haben meines Wissens ein solches Wassergefässsystem beobachtet, aber nur bei einigen wenigen hierhergehörenden Formen. Ein so erfahrener Kenner der *Polycladen* wie BOCK (1913) sagt darüber auch: »Ein Wassergefäss ist von mir nicht beobachtet worden . . . an dem mir zugänglichen lebenden Material wie auch an meinen Schnittserien habe ich mich vergeblich bemüht, ein solches festzustellen« (S. 306). — Ich selbst habe bei *Prostheceraeus vittatus* vergebens nach einem Wassergefässsystem gesucht. Dagegen glückte es mir einigemal Teile eines solchen bei *Leptoplana tremellaris* und bei *Discocoelides langii* nachzuweisen. Bei diesen beiden Arten wurde in der Augengegend ein oder der andere äusserst feine Kanal mit einem durchgehenden, stark flimmernden Faden beobachtet, der wahrscheinlich aus zahlreichen, von den Kanalwänden ausgehenden Wimperflammen zusammengesetzt war, die hinter einander angeordnet waren. Den Tieren, welche früher einer Vitalfärbung (Brillantkresylblau, Neutralrot, Methylenblau) unterworfen worden waren, fehlte jede Spur von Tropfen oder Körnern in den Wänden der Wassergefässkanäle.

Ich habe eine grössere Anzahl mit Neutralrot, Brillantkresylblau oder Methylenblau gefärbte *Prostheceraeus* über 1 1/2 Monate lang im Aquarium gehalten, ohne die geringste Farbenexkretion zu bemerken. Die Tiere waren nach dieser Zeit ebenso intensiv gefärbt. Der Farbstoff wird in gleicher Weise wie bei *Dendrocoelum* in den

runden Lücken des Parenchyms aufgenommen. Eine Farbensausfällung wie bei den ersteren habe ich jedoch nicht beobachtet. Da die Tiere sich weigerten, Nahrung in jedweder Form aufzunehmen, konnte ich nicht entscheiden, ob die Farbenexkretion auch in diesem Falle in Zusammenhang mit der Defäkation steht.

b. Trematoden.

Ich habe zwei Trematoden-Arten untersucht: *Echinostomum trigonocephalum* RUD. (im Darne des Igels) und eine am Gehirn von *Cottus scorpius* eingekapselte kleine Art, *Galactosomum lacteum* (JÄGERSKIÖLD).¹

Von der ersteren wurden gegen 10 Ex. mit Neutralrot (schwache Lösung) und Ammoniakkarmin (starke Lösung) in 0,9%iger NaCl-Lösung behandelt. Nach der Färbung (6 Stunden) wurden sie in reine 0,9%ige NaCl-Lösung überführt, in welcher sie einige Tage lang lebten. Es ergab sich, dass das Neutralrot sehr rasch eindrang und ziemlich distinkte Färbungsergebnisse ergab: der Darm klar rot, im Parenchym einzelne kleine rote Körnchen, die Dotterstöcke dunkelviolet, in (oder auf?) den Testikelwänden zahlreiche grosse und kleine, stark rot gefärbte, einfache oder zusammengesetzte Klumpen (Drüsensekret?). Methylenblau und Ammoniakkarmin färbten bedeutend schwächer; Ammoniakkarmin ergab beinahe nur Darmfärbung. Es glückte mir jedoch nicht mit einer der angewendeten Farbstofflösungen eine Wassergefässfärbung zu erhalten.²

Mehr positive Resultate erhielt ich mit *Galactosomum lacteum*. Die Versuche wurden so ausgeführt, dass Lösungen von Neutralrot, Methylenblau (ca. 1:1000 in 0,9%iger NaCl-Lösung) oder Ammoniakkarmin in die Schädelhöhle einer grösseren Anzahl von *Cottus scorpius* injiziert wurden. Die Injektionen wurden von den Fischen, welche in getrennten Aquarien gehalten wurden, ohne die geringste Schwierigkeit vertragen. Nach einem oder nach ein paar Tagen wurden sie getötet und die am Gehirne eingekapselten Trematoden wurden untersucht. Auch diese vertrugen die Färbung ohne Schwierigkeit. Die mit Neutralrot gefärbten Tiere zeigten oft besonders schöne Färbungen der Wassergefässe. Dagegen färbten sich nur selten längere, zusammenhängende Teile des Gefässsystems; in den Wänden der grösseren Wassergefässstämme sah man nur einzelne verstreute Farbenkörnchen, in den zwei grossen Endstämmen und der Blase fehlten auch diese. T. II, Fig. 13 zeigt einen feineren Zweig des Wassergefässnetzes mit zwei Endkapillaren. Wir finden in den Wänden der Gefässäste eingesprengt unzählige Farbenkörner, die sich auch eine Strecke weit in die Kapillärwände hinauferstrecken. Dagegen fehlt jedwede Spur von Farbenkörnchen oder gefärbten Vakuolen in dem Plasmakörper der Terminalorgane. So viele Tiere ich auch untersuchte, so wechselnd die Konzentration der

¹ Die Bestimmung der letzteren Art wie auch von *Bothriocephalus scorpii* (vgl. das Folgende) verdanke ich meinem Freunde, Dr. O. NYBELIN.

² Dass ich an dieser Art keine Alizarin-Färbungsversuche vorgenommen habe, beruht darauf, dass die Versuche von einer Zeit herrühren, wo ich die Eigenschaften dieses Farbstoffs nicht näher kannte.

angewendeten Injektionslösung oder die Länge der Versuchszeit auch war — immer ergab sich das gleiche Färbungsresultat. Eine Ausfällung von Farbstoff im Lumen der Wassergefäße habe ich dagegen nicht beobachtet, auch keine Färbung der Wassergefäßflüssigkeit.

Mit Methylenblau erhielt ich wohl oft besonders schöne und distinkte Färbungen von Myoblasten und Muskelfasern, dagegen zeigten sich nur vereinzelte Methylenblaugranula in den Wänden der Wassergefäße. Ammoniakkarmin ergab nicht die geringsten Färbungsresultate.

WILLEM erhielt teilweise andere Färbungsresultate (vgl. die Einleitung). Bei seinen Versuchen sollte Ammoniakkarmin von den Wassergefäßen aufgenommen worden sein. Es scheint mir indessen in hohem Grade zweifelhaft zu sein, ob dies wirklich der Fall gewesen sein kann. Bei den Turbellarien dringt Ammoniakkarmin nicht ins Parenchym ein, und es liegt kein Anlass vor anzunehmen, dass sich die Trematoden hierin von den Turbellarien unterscheiden sollten — um so weniger, als keiner der übrigen bei WILLEM's Versuchen angewendeten Farbstoffe—nicht einmal der gute Vitalfarbstoff Methylenblau—irgendwelche Färbungsresultate ergab. Es ist jedoch der Hinweis angebracht, dass die Wassergefäße auch normalerweise oft einen rötlichen Farbenton besitzen. Bei gewissen Formen, z. B. bei *Distomum tereticolle*, tritt dieser rote Farbenton so stark hervor, dass v. SIEBOLD (vgl. BRAUN 1879—93, S. 653) dazu veranlasst wurde die Gegenwart eines Blutgefäßsystems bei den Trematoden anzunehmen. VAN BENEDEN hob indessen hervor, dass die rote Farbe nicht auf dem Flüssigkeitsinhalt in den Kanälen sondern auf optischen Phänomenen beruht. Wie sich *Distomum clavigerum*, WILLEM's Versuchtier, in dieser Hinsicht verhält ist mir unbekannt. Indessen betont WILLEM selbst an mehreren Stellen (S. 9, 15), in wie hohem Grade optische Phänomene die Deutung der Versuchsresultate beeinflussen können.

Besonders schöne und interessante Färbungsresultate habe ich mit *Alizarin* erhalten. Wenn man *Galactosomum*-Cysten in einer Alizarinlösung liegen lässt, so kann man schon nach kurzer Zeit beobachten, dass *die beiden grossen Endstämme und die Endblase des Wassergefäßsystems tiefblau* gefärbt werden. Alizarin gibt ausserdem prachtvolle und distinkte Färbungen des ganzen Nervensystems; da ich beabsichtige meine diesbezüglichen Ergebnisse in einer besonderen Mitteilung vorzulegen, übergehe ich diesen Teil des Färbungsbildes bis auf weiteres. Es ist interessant, dass nie das eigentliche Wassergefäßnetz (Maschenetz nach v. GRAFF) sondern nur die Endstämme und die Blase gefärbt werden. Die Färbung zeigt sich teils als einer dichte Einlagerung blauer Körner in den Wänden, teils als Farbflocken und Massen im Lumen der Blase, Auch die festen Konkremente werden m. o. w. intensiv gefärbt.

Das Wassergefäßsystem von *Galactosomum* verhält sich also zu Neutralrot und Alizarin in einer Weise, welche stark an die Befunde bei *Gyratrrix* erinnert. Der distale Schenkel bei *Gyratrrix* entspricht in physiologischer Hinsicht offenbar dem feineren Gefäßnetz bei *Galactosomum*, die Ampullen bei dem ersteren entsprechen den beiden Endstämmen und der Blase des letzteren. Die grossen Sammelgefäße bei *Ga-*

lactosomum könnten vielleicht als Gegenstücke des proximalen Schenkels bei *Gyatrix* betrachtet werden, wenn sie auch keineswegs dessen morphologisch und physiologisch scharf markierte Abgrenzung gegen den Neutralrot speichernden Teil des Wassergefässsystems zeigen.

c. Cestoden.

Von hierhergehörenden habe ich *Triænochorus nodulosus* (Pall.) und *Bothriocephalus scorpii* (O. F. MÜLLER) untersucht.

LÖNNBERG (1892) hat mit Cestoden experimentiert und dieselben längere Zeit frei lebend gehalten. Auch er verwendete *Triænochorus nodulosus*. Er benützte Nährlösungen, welche Pepsin-Pepton und Traubenzucker enthielten. In einem Falle verwendete er eine schwache Methylenblaulösung. Die Strobila färbte sich indessen nur oberflächlich und diffus: eine Wassergefässfärbung scheint er nicht erhalten zu haben. In einigen Kulturen gelang es ihm, die Tiere über einen Monat lang am Leben zu erhalten.

Meine Versuche mit *Triænochorus* wurden in ähnlicher Weise ausgeführt. Als Vitalfärbungsmittel wurden Neutralrot, Methylenblau und Bismarkbraun verwendet; ausserdem wurden ein paar Versuche mit Ammoniak- und Indigokarmin gemacht. Die Tiere hielten sich 4—5 Tage lang lebend. Keiner von diesen Farbstoffen wurde vom Wassergefässsystem aufgenommen. Methylenblau, Ammoniak- und Indigokarmin lieferten nur postmortale, diffuse Färbungen (vgl. auch LÖNNBERG).

Dagegen färbten sich gewisse der im Parenchym liegenden Kalkkörper ziemlich stark mit Neutralrot und Bismarkbraun. Die kleinsten waren gewöhnlich ganz und gar gefärbt. Die grösseren bestanden aus einer gefärbten Innenmasse und einer äusseren, ungefärbten, stark lichtbrechenden Schicht. In den allergrossen Körpern (ca. 15 μ) war die Farbe diffus verteilt; eine stärker gefärbte Innenpartie konnte jedoch meistens unterschieden werden. Bei Behandlung mit Säuren lösten sich die Kalkkörper rasch auf, doch ohne dass eine Gasentwicklung beobachtet werden konnte. Der innere, gefärbte Teil zeigte dabei eine bedeutend grössere Widerstandskraft als der äussere, ungefärbte.

Der andere untersuchte Cestod, *Bothriocephalus scorpii*, wurde innerhalb des Wirtstiers Farbstofflösungen ausgesetzt. Nach zahlreichen missglückten Versuchen, eine Vitalfärbung durch Einführung des Farbstoffs per os oder per anum des Wirtstiers (*Cottus scorpius*) zu stande zu bringen, indem ich die Fische injizierte Krebschen fressen liess u. s. w., fand ich eine einfache Methode, welche ein Resultat ergab. In den Bauch des Wirtstier wurde unmittelbar unter der Duodenalpartie ein kurzer Einschnitt gemacht; dann wurde die Spitze der Injektionsspritze in die Bauchhöhle eingeführt und in der Gegend der Pylorusanhänge eine kräftige Injektion in den Darm vorgenommen. Darauf wurde die Bauchwand des Wirtstiers mit einigen Nadelstichen vernäht. Auf diese Weise konnte ich sowohl die Wirtstiere als auch ihre Parasiten gut am Leben erhalten und sogar wiederholte Injektionen

an dem gleichen Exemplar ausführen. Zu den Injektionen wurden ziemlich konzentrierte Lösungen (1:200—1:500) von Neutralrot und Methylenblau verwendet¹.

Es zeigte sich, dass Methylenblau überhaupt keinen Färbungseffekt hatte oder höchstens eine schwach diffuse Färbung verursachte². Mit Neutralrot färbten sich die Tiere mehr oder weniger stark rot. Bei näherer Untersuchung wurde festgestellt, dass *nur die Kalkkörper Farbstoff in etwas höherem Grade aufgenommen hatten. Eine Färbung der Wassergefäße wurde nicht erhalten.*

Ich habe auch Färbungsversuche mit Alizarin angestellt. Wegen der geringen Löslichkeit des Farbstoffs wurden jedoch bei Anwendung der oben genannten Methode keine Färbungsergebnisse erhalten. Herauspräparierte und in Alizarinlösung verwahrte *Trienophorus*- und *Bothriocephalus*-exemplare zeigten jedoch schon nach einigen Stunden sehr schöne Färbungsphänomene. *Mit Alizarin färben sich nämlich die Kalkkörper äusserst intensiv* (dunkelviolet). Bei einigen Tieren waren indessen *auch Teile des Wassergefässsystems* gefärbt, besonders die vorderen und die lateralen Teile des Wassergefässnetzes im Scolex, welche auf diese Weise oft bis zu den feinsten Verzweigungen hervortraten. Auch die gröberen, inneren, longitudinalen Hauptstämme in den Proglottiden waren, wie beobachtet werden konnte, auf längere oder kürzere Strecken gefärbt. Bei näherer Untersuchung zeigte sich hier, dass zahlreiche dunkelviolette Körner oder Flocken an der Innenseite der Kanäle festsassen oder sich frei im Lumen befanden; im letzteren Falle waren sie in der einen oder der anderen Richtung leicht verschieblich (vgl. Textf. 16). Bei *Trienophorus* habe ich bei einer Gelegenheit eine schöne Nervenfärbung im Scolex und in den angrenzenden Proglottiden beobachtet. Ausserdem werden auch die bei dieser Art vorkommenden drei Kalkhaken im Scolex rotviolett gefärbt.

Das interessante antagonistische Verhältnis zwischen Neutralrot und Alizarin, welches wir bereits festzustellen Gelegenheit hatten, tritt also bis zu einem gewissen Grade auch in dem Mechanismus der Farbenexkretion bei den Cestoden zu Tage. Während bei *Galactosomum* das feinere Wassergefässnetz Neutralrot aufnimmt, die Endstämme und die Blase dagegen Alizarin, finden wir bei den von mir untersuchten Cestoden, dass Alizarin auch von den feinsten Gefässzweigen abgesondert wird, während Neutralrot überhaupt nicht zur Ausscheidung kommt, sondern in den Kalkkörpern, wenigstens den kleineren und unvollständig verkalkten, gespeichert wird. Diese nehmen indessen Alizarin in noch viel höheren Grade auf.

¹ Farblösungen von schwächerer Konzentration verursachen keine Vitalfärbung. Irgendwelche letale Wirkungen der angewendeten Farblösungen auf die Tiere habe ich nicht beobachtet.

² Dr. O. NYBELIN hat mir freundlichst mitgeteilt, dass er vor mehreren Jahren einige Exemplare von einem *Tetrarhynchus* (*Rhynchobothrius tetrabothrius* (P. J. VAN BEN.) aus *Acanthias* in einer Methylenblaulösung hielt. Am folgenden Tag fand er, »dass eine Nervenfärbung nicht zu entdecken war, dass aber die grossen Gefässstämme stark blau gefärbt waren und deutlich hervortraten«. Diese Beobachtung ist von grossem Interesse, da dieselben Teile des Gefässsystems auch durch Alizarin gefärbt werden (vgl. weiter oben!) und da wir schon bei *Gyatrix* gefunden haben, dass Methylenblau (nicht Neutralrot!) zuweilen von denselben Teilen (den Endampullen) wie Alizarin gespeichert werden kann.

Wir finden in der Litteratur vielfach Angaben über das Verhältnis der Kalkkörper zu Farbstoffen (z. B. Ammoniakkarmin) im Schnittpräparat — Vitaluntersuchungen wurden meines Wissens nicht ausgeführt. RINDFLEISCH, SOMMER und LANDOIS (vgl. BRAUN S. 1265) haben gezeigt, dass die Färbbarkeit im umgekehrten Verhältnis zu dem Kalkgehalt steht. Nach SOMMER und LANDOIS entstehen die Kalkkörper in Zellen mit saurer Reaktion. Bei Endosmose von gelösten Kalk-

vereinigungen in den betr. Zellen nimmt die saure Reaktion allmählich ab, während der Kalk gleichzeitig in fester Form abgelagert wird. Auch LÖNNBERG (1889) ist der Auffassung, dass die Kalkkörper im Inneren von Zellen entstehen und findet alle Übergangsstadien zwischen kernhaltigen Zellen ohne Kalk und vollkommen ausgebildeten Kalkkörpern. Andere Forscher stellen sich vor, dass diese Kalkkörper frei in den interzellulären Bindegewebslücken als Niederschläge in einer Eiweisslösung entstehen. Wir können uns nicht in eine Diskussion dieser Möglichkeiten vertiefen. Es möge hier nur darauf hingewiesen werden, dass die Versuche mit Neutralrot und Alizarin einigermaßen als Bestätigung von der Richtigkeit der Schlussfolgerungen dienen können, die aus anderen Farbversuche gezogen wurden (s. oben). Dass hauptsächlich nur die nicht völlig ausgebildeten Kalkkörper Neutralrot speichern lehrt, dass diese noch saure Kolloide ent-

halten, welche mit basischen Farbstoffen wie auch mit alkalischen Stoffen im allgemeinen reagieren. Es sind unzweifelhaft die mit diesen verbundenen, alkalisch reagierenden Ca-Vereinigen, welche durch Ausfällungsreaktionen mit dem Alizarin die Blaufärbung der Kalkkörper bei der Alizarinbehandlung veranlassen.



Fig. 16.
Bothriocephalus scorpia. Wassergefässsystem und Kalkkörper nach vitaler Alizarinfärbung.

d. Nemertinen.

Ich habe die Vitalfärbungsverhältnisse nur bei einer kleineren, gelblich-weissen *Tetrastemma*-Art (*T. candida*?) untersucht, die ich an der zool. Station in Kristineberg in grossen Massen auf Blasentang (*Ascophyllum nodosum*) erhielt.

Eine grössere Anzahl Ex. wurde der Vitalfärbung unterworfen, wobei schwache Lösungen von Neutralrot, Methylenblau und Brillantkresylblau zur Anwendung kamen.

Im Epithel färbten sich die Sekretropfen in den zahlreichen Hautdrüsen intensiv, speziell nach Behandlung mit Neutralrot. Auch im Darm fanden sich zahl-

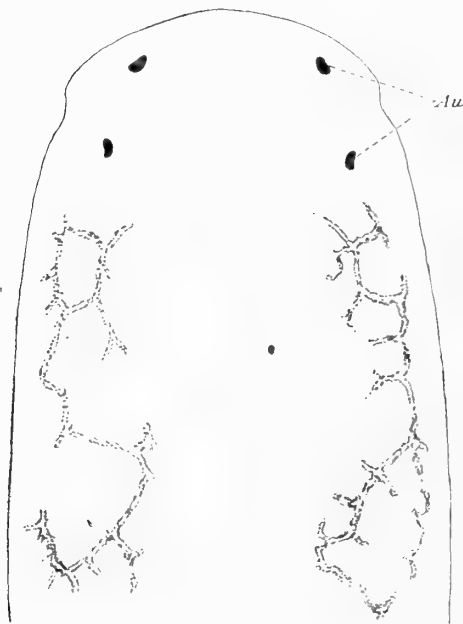


Fig. 17.

Tetrastemma candida (?) Nach vitaler Methylenblaufärbung (Au. Augen). (Stark gepresst.)

reiche gefärbte grössere oder kleinere Blasen (Vakuolen) vor. Die in der vorderen Körperpartie liegenden Wassergefässkanäle zeigten einen dichten Belag mit Farbgranula, der am schönsten nach Methylenblaufärbung hervortrat. Textf. 17 ist nach einem mit Methylenblau gefärbten Exemplar gezeichnet und zeigt Teile des Kanalsystems, von der Dorsal-

seite her gesehen. Trotz eifrigen Nachforschens gelang es mir nicht, irgendwelche Wimperflammen zu entdecken. An Schnittserien von mit Methylenblau gefärbten Tieren konnte ich mich davon überzeugen, dass die Farbkörner wirklich in den Wänden der Wassergefässe liegen; die Farbengraulierung folgt, wie sich ergab, den Kanälen in ihrer ganzen Länge bis zu den äusseren Mündungsporen (vgl. T. I, F. 9). Dagegen gelang es mir auch am Schnitt nicht irgendwelche Wimperzellen zu finden und ich habe mich daher nicht davon überzeugen

können, ob diese letzteren, ebenso wie bei den früher untersuchten Formen, keine atrocytären Eigenschaften besitzen. Die Färbung des Wassergefässsystems trat, wie sich zeigte, gewöhnlich erst vollständig hervor, nachdem die Tiere einen bis ein paar Tage in der Farblösung gelegen waren oder nachdem sie — nach kurzem Verweilen in derselben — ein paar Tage lang in reinem Wasser verwahrt worden waren. Dies spricht wohl dafür, dass der Farbstoff von den umgebenden Geweben oder von den Blutgefässen aufgenommen wird, wo er mehr diffus vorkommt.

Es gibt eine Angabe von BÜRGER (1897), welche in diesem Zusammenhang von Interesse sein kann. Er erhielt nämlich mit Methylenblau schöne Vitalfärbungen des Wassergefässsystems bei zwei *Drepanophorus*-Arten (*D. spectabilis* und *crassus*).

Er sagt darüber: »Quetscht man . . . einen abgeschnittenen Kopf von *Drepanophorus*, der etwa 3—4 Minuten in einer solchen Farbstofflösung gelegen hat, . . . so bekommt man die denkbar klarsten Bilder; man sieht in Folge ihrer blauen Tinction die Haupt- und Zweiggefässe des Nephridiums und deren Enden«. Dieses Resultat deutet vielleicht darauf hin, dass sich die Wassergefässe bei *Drepanophorus* ebenso verhalten wie bei *Tetrastemma*. Doch ist es auf Grund der von BÜRGER angewandten Methode unmöglich darüber bestimmte Aussagen zu machen.

Intressante Färbungsergebnisse habe ich auch mit Alizarin erhalten. Bei zahlreichen Exemplaren trat nämlich eine ausgesprochene *Nervenfärbung* hervor. Besonders das Gehirn mit seinen Ganglien, aber auch die lateral liegenden, grossen Nervenstämme färben sich intensiv dunkelviolet. Ausserdem findet man — besonders im Vorderende — *verstreute, runde, dunkel gefärbte Körper*: ich hatte jedoch keine Zeit zu untersuchen, ob diese event. den Charakter von festen Exkretprodukten haben. Eine Färbung des Wassergefässsystems mit Alizarin habe ich dagegen nicht beobachtet.

e. Rotatorien.

Von hierhergehörigen Formen habe ich eine grosse Anzahl und Individuen untersucht, wobei verschiedene Vitalfarbstoffe zur Anwendung kamen: Neutralrot, Methylenblau, Brillantkresylblau u. s. w. Auch mit Ammoniakkarmin, Kongorot und Lackmus wurden Versuche ausgeführt; diese Farbstoffe passieren jedoch nur den Darmkanal und färben diesen mehr oder weniger stark (bes. Kongorot).

Dagegen findet man nach Vitalfärbung mit Neutralrot oft Farbkörner und gefärbte Blasen (Vakuolen), welche hier und da in den Wänden der Wassergefässkanäle liegen. Einen wirklichen Wassergefässbelag sowie bei den früher erwähnten Tiere habe ich jedoch niemals beobachtet. Auch unter den Terminalorganen findet man gefärbte Körner in den Gefässwänden; oft kommen die Körner hier dichter angesammelt vor, was darauf hindeutet, dass die Zellen in dieser Partie besondere atocytäre Eigenschaften besitzen. Nach WILLEM (1910) wird der sezernierende Teil des Wassergefässsystems bei *Asplanchna priodonta* von einer Reihe durchbohrter Drüsenzellen gebildet, welche auch Flimmerorgane tragen. Jedes Flimmerorgan geht von einer dünnen Plasmakalotte aus, welche durch einen kurzen Schaft mit dem übrigen, grösseren Teile der Zelle in Verbindung steht, wobei sich die Kapillaren in den Hauptkanal öffnen. Das Flimmerorgan mit der Plasmakalotte bildet m. a. W. eine kleinere, nach der Seite hin abgesetzte Partie der Drüsenzelle, deren Kern in dem restierenden, den Hauptkanal umschliessenden Teile liegt. Der letztere ist reich an Plasma mit eingeschlossenen Körnern und soll nach WILLEM als das eigentliche Exkretionsorgan fungieren, während der Flimmerteil nur ein Filter für die Körperflüssigkeit darstellt. Für die Richtigkeit dieser Deutung sprechen wohl auch die vitalen Färbungsbilder.

f. Zusammenfassung.

Die Vitalfärbungsuntersuchungen sind eigentlich nur hinsichtlich der Turbellarien so vollständig, dass sie streng genommen zu irgendwelchen allgemeinen Schlüssen über das Verhältnis des Wassergefäßsystems berechtigen. Fortgesetzte und erweiterte Untersuchungen auf diesem Gebiete werden sicherlich viele interessante Resultate ergeben. Unsere *bisherigen* Kenntnisse über diese Frage kann man indessen folgendermassen zusammenfassen:

a). *Turbellarien*. Nur bei einem Teil (spez. rhabdocölen) Formen konnte eine Farbenexkretion durch das Wassergefäßsystem nachgewiesen werden. In diesen Fällen werden die Farbstoffe durch die Gefäßwände aufgenommen und abgesondert, nicht durch die Terminalorgane. Die Farbstoffe werden aus dem Körperparenchym entweder von drüsenartigen Partien der Gefäßwänden (in Vakuolen) oder von besonderen, oft stark verzweigten Atrocyten aufgenommen, die den Wassergefäßkanälen folgen. Bei gewissen Formen kommen die beiden farbenexkretorischen Mechanismen gleichzeitig vor, wobei die Regel zu gelten scheint, dass die gröberen Hauptstämme *selbst* Farbstoffe aufnehmen, während die Farbensaufnahme in den feineren Ästen durch die Atrocyten vermittelt wird.

b). *Trematoden*. Eine Farbenexkretion durch das Wassergefäßsystem ist nachgewiesen. Auch hier werden die Farbstoffe nicht durch die Terminalzellen, sondern durch die Kanalwände ausgeschieden. Eine funktionelle Verschiedenheit im Verhältnis zu verschiedenen Farbstoffen macht sich insofern geltend, als Neutralrot durch die feineren Wassergefäßkanäle (*Galactosomum*), Alizarin dagegen durch die beiden Sammelgefäße und durch die Endblase ausgeschieden wird¹.

c). *Cestoden*. Die Farbstoffe werden vor allem von den Kalkkörpern aufgenommen und in diesen gespeichert. Eine Exkretion von Farbstoff konnte nur für Alizarin nachgewiesen werden, welches sowohl von den Hauptstämmen als auch von dem eigentlichen Gefäßnetz ausgeschieden wird.

d). *Nemertinen*. Die Wassergefäßkanäle haben deutlich ausgesprägte farbenexkretorische Eigenschaften. Wie die Terminalorgane sich verhalten ist unbekannt.

e). *Rotatorien*. Die Farbenexkretion scheint nur in geringem Grade mit dem Wassergefäßsystem in Zusammenhang zu stehen, besonders mit seinem drüsenartigen Teil. Die Terminalzellen nehmen an der Farbenexkretion nicht teil.

¹ Ich habe neuerdings eine Reihe Trematoden-Arten (aus Fischen) untersucht und gefunden, dass die Blase und ihr Inhalt immer, die beiden Gefässendstämme in der Regel sich m. o. w. stark mit Alizarin färben. Die Färbungsintensität steht in direktem Verhältnis zu Menge der in die Blase und Endstämme abgesonderten Konkremeute. Dagegen nehmen weder die Blase noch die Endstämme Neutralrot auf, wie auch das feinere Maschennetz ungefärbt bleibt. Die übrigen Färbungsergebnisse wie bei *D. echinostomum* und *G. lacteum*. — Ich hoffe meine diesbezüglichen Ergebnisse bald ausführlicher besprechen zu können.

2. Welche Rolle spielt das Wassergefäßsystem bei der normalen Exkretion?

Wir müssen uns zunächst klar machen, welche die normalen Exkretionsprodukte sind und in welchem Verhältnis sie zu dem Wassergefäßsystem stehen. Es ist natürlich, dass wir uns dabei nur an die *festen* Exkretionsprodukte halten können. Über die Natur der *gelösten* Abfallsprodukte besitzen wir eine nur allzu geringe oder richtiger gesagt gar keine Kenntnis, und bei der Unvollkommenheit unserer gegenwärtigen Methoden können wir nicht damit rechnen zu anderen als zu ziemlich unsicheren Annahmen über ihre chemische Zusammensetzung zu kommen. Es ist übrigens wohl nicht unwahrscheinlich, dass wenigstens ein Teil der gelösten Abfallsprodukte früher oder später in feste übergehen kann.

a. Turbellarien.

In der Litteratur über Turbellarien kommen nur einige wenige Angaben vor, nach denen feste Exkretpartikel in der Flüssigkeit vorhanden sein sollen, welche die Wassergefäße durchströmt. Einige dieser Angaben stammen von FRANCOTTE (1881) her. Er untersuchte das Wassergefäßsystem bei *Derostomum unipunctatum* ÖRST. (= *Phaenocora unipunctata* GRAFF) und sagt darüber: »Tout ce système de canaux est rempli d'un liquide clair chariant des corpuscules peu nombreux» (l. c., S. 32; kurs. vom Ref.). Ich selbst habe indessen bei dieser Form weder am lebenden Tiere noch im Schnittpräparat Spuren von Exkretkörnern in den Kanälen nachweisen können. Ebenso wenig kann ich das Vorkommen des mit dem Wassergefäßsystem verbundenen Lakunennetzes bestätigen, welches FRANCOTTE bei *Phaenocora* beschreibt. Ausgehend von FRAIPONT's Auffassung, dass das Wassergefäßsystem bei Trematoden und Cestoden durch besondere Mündungen in den Wänden der Wimpertrichter mit einem interzellulären Lakunennetz in direktem Zusammenhang steht, sucht nämlich FRANCOTTE zu beweisen, dass ein solches Lakunennetz auch bei den Turbellarien vorhanden ist und dass es auch hier mit dem Wassergefäßsystem in Verbindung steht. Das lakunäre, weit verzweigte Lymphsystem soll nach FRAIPONT und FRANCOTTE dem Cölon bei höheren Formen entsprechen. Es soll nach FRANCOTTE bei *Phaenocora* besonders gut beobachtet werden können. Ich habe, wie erwähnt, ein solches System nicht finden können. Wenn man indessen die Figuren FRANCOTTE's (z. B. Fig. 2, Tafel X) betrachtet, so findet man die Erklärung für das »Lymphgefäßsystem«, welches er als ein System von »espaces« und »canalicules« beschreibt. Es entspricht offenbar den langen, hier und da unterbrochenen Zügen vor farblosen, lichtbrechenden, eckigen Körnern, die man an Quetschpräparaten findet (vgl. S. 160). Bisweilen liegt eine grössere Anzahl von Körnern an einem Flecke gesammelt; man bekommt da einen »espace«. Bisweilen liegen die Körner weniger dicht, beinahe in einer Reihe; dadurch werden »canalicules« gebildet. Eine Strömung von Körnern in der Richtung gegen die Wimpertrichter des Wassergefäßsystems oder eine

regelmässige Anastomosierung zwischen den Körnchenzügen zur Bildung eines Netzsystems, sowie es FRANCOTTE beschreibt und zeichnet, habe ich nicht beobachten können. Bisweilen kommt es wohl vor, dass zwei Züge in einem Winkel zusammenstossen, aber ebensooft beginnen und endigen sie blind. Es ist vollkommen deutlich, dass diese Körnchenansammlungen nicht in interzellulären Lymphbahnen liegen können.

Wenn ich also das Vorhandensein eines »Lymphsystems« im Sinne FRANCOTTE's leugnen muss, so ist es andererseits richtig, dass die Züge und Ansammlungen von Körnchen oft in nahem Anschlusse an die Wassergefässstämme gelegen sind (vgl. Textf. 14, *g*). Man findet in diesen Fällen, dass die Körnchenzüge mit den Wassergefässen parallel laufen; wo diese sich verzweigen, werden die schmaleren Zweigstücke von ähnlichen Körnchenzügen begleitet. Dagegen fehlt ein Körnchenbelag an den beiden Endstämmen. Die Körnchen liegen indessen nur *auf*, nicht *in* den Wänden Wassergefässe, was daraus hervorgeht, dass die Körnchenzüge bei gewissen Bewegungen des Tieres sich von den Kanälen trennen können, so dass deutliche Zwischenräume gebildet werden. Ferner kommen oft Körnchenansammlungen vor, welche nicht mit Wassergefässen in Zusammenhang stehen, und umgekehrt Gefässe, welche nicht von einem Körnchenbelag begleitet sind.

Auch bei zwei *Monocelis*arten (*M. fusca* ÖRST. und *M. latus* FRANCOTTE) glaubte FRANCOTTE Körner in den Wassergefässkanälen finden zu können. Ich habe Gelegenheit gehabt, sowohl die erstgenannte Art, als auch die nahestehende Art *M. lineatus* zu untersuchen, habe aber niemals etwas derartiges gesehen. Dass die Vitalfärbungen bei diesen Formen ebenfalls für die Ansichten FRANCOTTE's keine Stütze ergeben dürfte kaum notwendig sein hervorzuheben,

Schliesslich gibt LANG (1884, S. 167) an, dass die Wimperzellen im Wassergefässsystem bei *Thysanozoon* zahlreiche, ziemlich stark lichtbrechende, runde Tropfen und Körner enthalten, welche oft gelbbraun gefärbt sind. Ähnliche Körnchen kommen »nicht selten« im Lumen der Endkapillaren und der grösseren Kanäle vor. Auffallend ist indessen die Übereinstimmung zwischen diesen (gefärbten!) Einlagerungen in den Terminalzellen und den Pigmentkörnern, welche gerade bei dieser Form in grossen Mengen im Epithel und im Körperparenchym vorkommen (vgl. Fig. 13 und Fig. 8 und 9, T. 9 in LANGS Arbeit). Wenn sie aber, wie es den Anschein hat, mit diesen Pigmentkörnchen identisch sind, so dürfte man einem zufälligen Vorkommen der gleichen Körner in den Kanälen selbst keine grössere Bedeutung beimessen können. Bei gewissen Tricladen, z. B. bei *Procerodes* (*Gunda*) *ulvae*, sind übrigens die Wassergefässkanäle durch eine dunklere pigmentierung ausgezeichnet. Dies ist offenbar ein Artcharakter ohne grössere exkretionsphysiologische Bedeutung, denn es gibt ja eine grosse Menge pigmentierter Formen, die ein ungefärbtes Gefässsystem besitzen. Solche accessorische Einlagerungen kommen übrigens in allen möglichen Körperteilen vor und können daher nicht als ein Beweis für exkretorische Tätigkeit angesehen werden. -

In den allermeisten Beschreibungen über das Wassergefässsystem der Tur-

bellarien wird mehr oder weniger ausdrücklich angegeben, dass in dem Inhalt der Kanäle keine geformten Bestandteile von Exkretnatur vorhanden sind. VOGT und YOUNG (1859) beschreiben die Gefässflüssigkeit als ein »liquid parfaitement clair, homogène sans corpuscules«, eine Beschreibung, die für die allermeisten Turbellarien stimmen dürfte. Ich für meinen Teil habe nur bei einer geringen Anzahl von Formen (*Stenostomum*, *Gyratrix*) und mehr zufällig feste Konkreme in den Gefässen beobachtet. In diesen Fällen zeigte es sich, dass *die Konkreme nur innerhalb jenes Teiles des Wassergefässsystems vorkamen, welcher, wie man auf Grund des Ausfalls der vitalen Färbungsversuche vermuten konnte, der Sitz für exkretorisch wirksame Kräfte war.*

Wir gehen schliesslich zu den Exkretprodukten über, welche in den *Wassergefässwänden* vorkommen können, um zu sehen, inwiefern diese als Beweis für exkretorische Funktionen der betr. Teile des Wassergefässsystems gedeutet werden sollen.

Wir haben eben gehört, dass bei *Phaenocora* Exkretansammlungen in der Umgebung der Wassergefässe vorhanden sein und völlig den Eindruck machen können, als lägen sie in den Wänden der Kanäle selbst, die aber, wie eine nähere Untersuchung zeigt, den parenchymatischen Geweben der Umgebung angehören.

In anderen Fällen liegen die Exkretkörner vollkommen deutlich in den Kanalwänden eingelagert, wie beispielsweise bei *Stenostomum* und *Gyratrix*. Bei diesen beiden Formen finden wir Konkreme gerade in jenen Teilen des Wassergefässsystems, welche in eminentem Grade die Fähigkeit haben Alizarin zu speichern und auszuschcheiden. Die Gefässwände, welche in diesen Partien besonders stark verdickt sind, enthalten entweder zahlreiche, runde, wasserklare Blasen oder auch Massen von festen, lichtbrechenden Körnchen. Der Zusammenhang zwischen den festen Konkrementen und den Vakuolen geht deutlich aus den Färbungsversuchen hervor. Wir haben gesehen, dass der Alizarinfarbstoff anfangs in gelöster Form in die betreffenden Teile der Gefässwände aufgenommen wird (diffuses Färbungsstadium). Darauf wird er in den Vakuolen gesammelt und in Form von festen Körnern ausgefällt. Schliesslich verbreiten sich diese Körner in dem Protoplasma der Umgebung, wahrscheinlich durch Bersten der Vakuolen. Ebenso wie die Farbkörner können auch die festen Konkreme entfernt werden (die Art und Weise, wie dies geschieht, ist allerdings nicht näher bekannt). Die auffallende Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen bei der Farbenexkretion und der Bildung und Ausscheidung von festen Konkrementen kann wohl kaum in anderer Weise gedeutet werden, als dass die Wände dieser Teile des Wassergefässsystems speziell die Fähigkeit besitzen, aus den mesenchymatischen Geweben der Umgebung gewisse Exkretprodukte aufzunehmen und diese in fester Form auszufällen.

Auch im distalen Schenkel des Wassergefässsystems bei *Gyratrix* finden wir Anzeichen einer normalen exkretorischen Tätigkeit in der Form von Vakuolen oder Plasmakörnern in den deutlich verdickten Wänden. Die Neutralrotversuche zeigen in der Tat, dass dieser Teil des Wassergefässsystems das Zentrum für die lebhafteste exkretorische Tätigkeit ist.

b. Trematoden.

Die Wassergefässe bei diesen Formen enthalten, wie es scheint, in den allermeisten Fällen grössere oder kleinere Konkremeute und weichen dadurch scharf von denen der Turbellarien ab. Ich selbst habe grosse Mengen solcher Konkremeute bei *Echinostomum trionocephalum* und bei *Galactosomum lacteum* (bei dem letzteren ausschliesslich in der Endblase) beobachtet.

Woraus diese Konkremeute bestehen ist noch etwas unklar. Die meisten Forscher nehmen an, dass sie aus Calciumkarbonat bestehen, was aus ihrem Verhalten Säuren gegenüber hervorgeht. Bei *Diplostomum volvens* und *D. clavatum* scheinen sie dagegen aus Calciumphosphat zu bestehen (BRAUN, S. 654). — Bei einigen Verff. treffen wir jedoch andere Angaben. LIEBERKÜHN (vgl. WAGENER 1852) extrahierte Endblasen von *Distomum hystrix*, welche normalerweise von einer körnigen weissen Masse erfüllt sind, mit schwachem Ammoniak und erhielt mit der Murexidprobe ein negatives Resultat. Bei Behandlung mit HNO_3 entstand ein gelber Fleck, »welchem man bei der Behandlung des Guanins zu beobachten pflegt«. — WILLEM (1910, S. 13) vergleicht die Wassergefässkörnchen mit den Chloragogenkörnern der Lumbriciden. Er fand, dass sie bei *Distomum clavigerum* in Wasser, Alkohol, Chloroform und Äther unlöslich sind; in konz. HCl sind sie leicht und in geringerem Grade auch in anderen Säuren löslich. Ich glaube, dass die von WILLEM gefundenen Reaktionsverhältnisse der Annahme, dass die Konkremeute aus einer Ca-Vereinigung bestehen sollten, nicht widersprechen.

Man kann sich fragen, wie die Konkremeute entstehen. Sind sie Produkte von Stoffen, die durch Abbauprozesse des eigenen Körpers des Tieres entstanden sind oder sind sie körperfremde Abfallsstoffe, welche in gelöster Form mit der Nahrung aufgenommen und aus der einen oder der anderen Ursache ausgefüllt wurden? Auf Grund der parasitischen Lebensweise der Trematoden könnte man nämlich daran denken, dass Abfallsprodukte des Wirtstieres in den Körper des Parasiten übergehen und in demselben gehäuft werden könnten — eine Möglichkeit, die allerdings wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Es ist richtig, dass die Parasiten oft in einem kalkreichen Milieu leben, welches möglicherweise die Bildung derartiger fester Abfallsprodukte begünstigt, aber man findet dieselben oft in grossen Mengen auch in den Wassergefässen der frei lebenden Miracidien. Bisweilen kommen Konkremeute auch im Parenchym vor. Solche wurden z. B. bei *Aspidogaster conchicola* in grossen Mengen gefunden. Von den Angiodictyiden sollen sich nach Looss (1902) nur sehr schwer Schnitt- oder Totalpräparate anfertigen lassen, da der Inhalt des blasigen Parenchyms in Form einer grobkörnigen Masse mit kleinen Kristallen und tropfenähnlichen Körpern ausgefällt wird. Ebenso verhalten sich die Amphistomiden.

Mag man nun die Konkremeute als körpereigene oder als körperfremde Abfallsprodukte betrachten, jedenfalls muss man annehmen, dass sie durch Ausfällung in den Geweben des Tieres entstanden sind. Wir können uns da fragen, wie die

Konkremente in den Wassergefäßen gebildet werden. Offenbar kann man sich wenigstens zwei Möglichkeiten denken: 1) In den terminalen Teilen der Wassergefäße (den Terminalzellen und den feinsten Kapillaren) wird eine sehr verdünnte wässrige Lösung des gleichen Stoffes ausgeschieden, aus dem die Konkremeute aufgebaut sind; diese werden weiter unten in den weiteren Kanälen ausgefällt. 2) Die Konkremeute werden in den Wänden der Wassergefäße gebildet und darauf in die Kanäle ausgestossen.

Die erstgenannte Deutung ist analog mit der LUDWIG'schen Theorie der Nierensekretion, nach welcher, wie bekannt, angenommen wird, dass die MALPIGHI'schen Körper sowohl Exkretstoffe als auch Vehikelflüssigkeit liefern und dass die Konzentrierung der anfangs sehr verdünnten Flüssigkeit im weiteren Verlaufe der Kanäle in der Weise erfolge, dass von den Wänden der letzteren zunächst Wasser resorbiert wird. Gegen diese Theorie kann, was das Wassergefäßsystem betrifft, eingewendet werden, dass es äusserst unwahrscheinlich ist, dass eine so starke Resorption von Gefäßflüssigkeit, wie sie nach dieser Deutung erforderlich wäre, wirklich stattfindet. In den Endkapillaren und den feineren Gefäßen ist die Flüssigkeit in der Regel klar und enthält keine oder nur geringe Mengen von festen Partikeln, in den beiden grossen Sammelgefäßen und vor allem in der Blase findet man dagegen auf einmal Massen von Konkrementen. Ebenso wenig wie bei den Turbellarien habe ich im Protoplasmakörper der Wimperzellen bei den von mir untersuchten Trematoden Vakuolen oder Exkretkörner beobachten können. Auch Färbungsversuche zeigten, dass die Terminalzellen bei diesen Tieren ebenfalls keine atocyären Eigenschaften besaßen.

Die zweite Deutung ist daher, wie mir scheint, die wahrscheinlichere. Man findet tatsächlich in den Kanalwänden Körnchen, welche mit denen in der Kanalflüssigkeit übereinstimmen (vgl. WILLEM 1910, S. 120 und Fig. 8, T. 6). Es ist interessant, dass die Anzahl der Körnchen sowohl in den Kanalwänden als auch in der Kanalflüssigkeit gegen die Blase hin zunimmt. In der Blase von *Distomum clavigerum* fand WILLEM reichliche Exkretkörner; die Epithelzellen, welche die Wand der Blase bilden, enthalten ebenfalls grosse Mengen von Körnchen der gleichen Art. WILLEM zieht daraus den logischen Schluss: »Il s'ensuit que la «vessie», que des auteurs regardaient comme un simple réservoir de dépôt momentané, se trouve devoir être considérée, de par le contenu de son épithélium, comme la région la plus active de l'appareil excréteur, tout au moins pour ce qui concerne la fraction solide des matériaux excrétés» (S. 14). Es ist indessen wahrscheinlich, dass die Konkremeute, welche in der Gefäßflüssigkeit vorhanden sind, nur teilweise durch Ausstossung von festen Partikeln aus den Gefäßwänden gebildet wurden. Wahrscheinlich geht auch eine Sekretion gelöster Abfallsprodukte durch das Kanalepithel vor sich. Man kann sich wohl denken, dass die Exkrettropfen eine konzentrierte Lösung von Stoffen enthalten, welche bei der Sekretion in eine mehr oder weniger feste Form übergehen. Kommen dabei zwei oder mehrere Exkrettropfen mit einander zur Berührung, so wird das dabei entstehende Konkrement offenbar

aus zwei oder mehreren kleinen Körnern zusammengesetzt sein; solche zusammengesetzte Konkreme werden wie bekannt oft unter den einfachen Körnern angetroffen. Man hat auch oft beobachtet, dass die Exkretkörner wie festgekittet an den Wänden sitzen, was ebenfalls für die oben entwickelte Sekretionstheorie spricht. So fand STAFFORD (1896) in den zwei grossen »Expulsionstuben« bei *Aspidogaster conchicola* feste Körper, von denen ein Teil »clustered on the walls of the vessels« war; dasselbe habe ich bei *Echinostomum trionocephalum* beobachtet.

Die festen Konkreme in der Blase und in den weiten Sammelröhren werden demnach aller Wahrscheinlichkeit nach zum grossen Teile durch Sekretion von dem sie umgebenden Kanalepithel gebildet. Das Vorkommen von kleineren Exkretkörnern auch in dem eigentlichen Gefässnetz bei vielen Formen spricht indessen dafür, dass auch in diesem eine Sekretion stattfinden kann. Es wäre von besonders grossem Interesse diese Arten in Bezug auf das Verhalten des Wassergefässsystems zu Neutralrot und Alizarin näher zu untersuchen. Infolge der analogen Verhältnisse bei den Cestoden und unter der Annahme, dass die festen Konkreme auch bei diesen Arten aus kalkhaltigen Substanzen bestehen, möchte ich vermuten, dass man gerade bei diesen Formen eine m. a. w. starke Alizarinspeicherung auch in dem feineren Gefässnetz finden dürfte. Doch fordern die Verhältnisse bei *Gyatrix*, wo wir gelegentlich eine granuläre Ausfällung in dem *neutralrotspeichernden* Teil des Wassergefässsystems vorfanden, zu einiger Vorsicht auf.

c. Cestoden.

Feste Partikel in der Wassergefässflüssigkeit wurden bei einer Anzahl von hierhergehörenden Formen (*Bothriocephalus punctatus*, *Tetrarhynchus tenuis* u. a.; s. BURIAN, S. 323) beobachtet. Bei den von mir untersuchten Formen fehlten derartige feste Körner vollständig. Auch die Gefässwände erschienen vollständig hyalin, ohne feste Partikel. Es ist interessant, dass statt dessen das Parenchym bei den Cestoden desto grössere Mengen solcher Abfallsprodukte in Form der früher behandelten Kalkkörper enthält; bei den Trematoden sind ja umgekehrt die Wassergefässe reich an Konkrementen, das Parenchym dagegen ist arm an solchen, wenn sie auch bei einer Anzahl von Formen relat. häufig auch in den Parenchymzellen vorzukommen scheinen (s. oben).

Was die chemische Zusammensetzung der Wassergefässflüssigkeit bei den Cestoden anbetrifft, so besitzen wir darüber nur eine alte Angabe von SOMMER (1874). Er fand, dass der Gefässinhalt von Taenien bei Alkoholzusatz koaguliert und sich aus den Proglottiden »wie das Mark aus einem Hollunderzweige« (!) auspressen lässt. Ferner erklärt SOMMER, dass er bei chemischer Untersuchung fand, dass diese Masse aus Substanzen bestehe, welche Xanthin oder Guanin sehr nahe stehen. Diese Angaben sind wohl, wie BURIAN (l. c., S. 328) bemerkt, ziemlich wertlos. In den Schnittpräparaten von Taenien (vorausgehende Alkoholbehandlung!), die zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, habe ich keine Fällungen in den Wassergefässen

beobachtet. Ferner sind Xanthin und Guanin in Wasser schwer löslich und sollten daher schon bei den lebenden Tieren zum grössten Teile ausgefällt sein (wenn man nicht die Gegenwart von Schutzkolloiden annehmen wollte). Es kann daher kaum als bewiesen gelten, dass die Wassergefässflüssigkeit bei den Cestoden in gewöhnlichen Fällen nennenswerte Mengen von Exkretionsprodukten enthält. Man hat allerdings viele Male die Hypothese aufgestellt, dass zwischen den Kalkkörpern in Parenchym und dem Inhalte des Wassergefässsystems ein Zusammenhang bestehe (siehe die Historik in BRAUN S. 1265—1266). Alle die Beobachtungen, auf welche man früher diese Ansicht stützen zu können glaubte (z. B. dass die Kalkkörper in besonderen Anschwellungen der Endzweige der Wassergefässkanäle liegen sollten), erwiesen sich jedoch bei näheren Untersuchungen als unsicher oder unrichtig. BRAUN fasst daher die Resultate der Untersuchungen auf diesem Gebiete folgendermassen zusammen: »Wir müssen demnach wohl als sicher ansehen, dass die Kalkkörperchen bei den Cestoden in keinen Beziehungen zu den Exkretionsorganen stehen, auch nicht in diesen entstehen, sondern einfach in blasenförmigen Lücken des Parenchymgewebes liegen« (S. 1266). — Man hat auch die Möglichkeit erwogen, dass die Kalkkörper sekundär aufgelöst werden können und dass die Lösungsprodukte durch die Wassergefässe abgeführt werden. Irgendwelche feste Anhaltspunkte für diese Ansicht scheinen ebenfalls nicht vorzuliegen und die Fakta, welche herangezogen wurden, z. B. dass die älteren Proglottiden im allgemeinen (relativ?) ärmer an Kalkkörpern sind als die jüngeren, können auch in anderer Weise gedeutet werden.

Wir besitzen einige andere Angaben, welche in diesem Zusammenhang von Interesse sein können. Die eine Angabe betrifft den bekannten Fall der Taenia bei einem Schlächtergesellen, der eine Quecksilberbehandlung durchgemacht hatte (siehe BRAUN S. 1272); das Tier erwies sich als grau gefärbt, infolge von fein verteilten Tropfen irgendeiner Quecksilbervereinigung. Besonders stark angehäuft waren die Tropfen in den Wänden der Testis, in den Vasa efferentia, im Vas deferens und in der Vagina. Aber auch die inneren, kleinen Longitudinalgefässe waren nach einer Angabe von BLOCHMANN (s. BRAUN l. c.) gefärbt. Dieser Forscher hat auch über einige weitere Fälle berichtet, wo Taenien von Menschen Pigmentablagerungen auf den gleichen Organen hatten; diese waren bei den letzteren Fällen wahrscheinlich durch Eisenvereinigungen verursacht worden, welche von Eisenpräparaten herstammten, die von den betreffenden Personen eingenommen worden waren. — Die Speicherung der fremden Stoffe im Körper des Tieres spricht wohl eher dafür, dass sie nicht abgeführt werden. Allerdings waren die Wassergefässe gefärbt, aber, wie es scheinen will, bedeutend schwächer als z. B. die Samenleiter, welche man ja nicht als exkretorische Organe in des Wortes eigentlicher Bedeutung zu betrachten pflegt. Eigentümlich ist es, dass die Kalkkörper nach BLOCHMANN nicht gefärbt waren, wie man erwartet haben würde. Dies kann eventuell so gedeutet werden, dass die körperfremden Stoffe infolge ihres neutralen oder im allgemeinen zu Reaktionen nicht geeigneten Charakters an die Substanz, aus der die Kalkkörper entstehen, nicht gebunden werden konnten.

Die Vitalfärbungsversuche (S. 177) ergeben, dass bei den Cestoden wahrscheinlich in keinem Teile des Wassergefässsystems saure Reaktionsverhältnisse herrschen. Unter diesen Umständen sollten die Exkretstoffe, vorausgesetzt dass sie den gleichen Charakter haben wie bei den Trematoden, leicht in den Kanälen ausgefällt werden. Es erscheint mir daher sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Exkretprodukte, welche bei den *Trematoden* in fester Form durch das Wassergefässsystem abgesondert werden, bei den *Cestoden* zum grösseren Teile in Form von Kalkkörpern (welche ja wahrscheinlich auch andere Abfallsprodukte als Kalk enthalten!) im Parenchym gespeichert werden (vgl. auch die Übereinstimmung der chemischen Reaktionsverhältnisse!) Dass die gleichen Stoffe durch das Wassergefässsystem der Cestoden abgesondert werden können geht jedoch aus zahlreichen Beobachtungen hervor. VAN BENEDEN und FRAIPONT teilen u. a. mit, dass in den Gefässen bei *Bothriocephalus punctatus* und *Tetrarhynchus tenuis* reichlich feste kleine Körner vorkommen. Die Alizarinversuche sprechen ebenfalls vollkommen deutlich dafür, dass eine Sekretion im Wassergefässsystem vor sich geht wenn auch nicht so stark wie bei den Trematoden. Da trotzdem in der Regel feste Körner fehlen, so muss man wohl annehmen, dass das Sekret nur geringe Mengen der Substanz enthält, aus der die festen Konkreme bestehen. Man hat bisweilen beobachtet, dass die Wassergefässflüssigkeit aus den Foramina secundaria in Form von Tropfen ausgepresst wird, welche sich jedoch nicht sogleich mit dem äusseren Medium mischen, sondern an den Wassergefässsporen hängen bleiben. Dies deutet an, dass die Wassergefässflüssigkeit eine gewisse Viskosität besitzt, welche mit dem von den Wassergefässen abgegebenen Sekret in Zusammenhang gebracht werden kann. Dieses besteht offenbar aus einem kolloidartigen Stoffe, der möglicherweise durch Verschleimung der inneren Teile des Kanalepithels gebildet wurde, wofür ja die Färbbarkeit mit Alizarin zu sprechen scheint¹. Oder man könnte an einen Zusammenhang mit den Kalkkörpern denken, welche ja ebenfalls durch Alizarin stark gefärbt werden. Deutliche Korrosionsphänomene beobachtet man jedoch gewöhnlich nicht an ihnen. Die starke Speicherung derartiger Körper im Parenchym spricht auch dafür, dass sie hauptsächlich definitive Depots von Abfallsprodukten sind. Ein kleiner Teil der Stoffe, aus denen die Kalkkörper entstehen, könnte allerdings durch das Wassergefässsystem abgesondert werden.

d. Nemertinen.

Bei *Carinella* und *Drepanophorus* sollen nach BÜRGER (1897) Exkretionsprodukte durch die Terminalzellen abgesondert werden, welche nach diesem Verf. mit Konkrementen erfüllt sind; solche Konkreme sollen indessen, wenn auch weniger dicht, auch in den Kanalwänden vorkommen. Da die Terminalzellen bei diesen Formen in innigem Kontakt mit den Blutgefässen stehen, ist es möglich, dass hier

¹ Alizarin färbt wie bekannt mit Vorliebe Schleimdrüsen und Schleimsekret, was mit der alkalischen Reaktion derselben zusammenhängt.

hinsichtlich der Exkretionsphysiologie besondere Verhältnisse vorliegen. Ich habe bei den von mir untersuchten *Tetrastemma*-Arten überhaupt keine Wimperzellen angetroffen und kann daher nicht sagen, ob Konkreme in den Terminalzellen vorkommen oder nicht. In den Wänden der Kanäle habe ich am Schnittpräparat keine Konkreme finden können. Wie BURIAN (S. 333) bemerkt, deuten indessen die Verhältnisse bei *Carinella*, wo die Wassergefässwände aus cylindrischen oder kubischen Zellen gebildet werden, welche Konkreme enthalten, an, dass die Kanalwände an der Abscheidung von Exkretionsprodukten teilnehmen. Eine noch deutlichere Sprache sprechen die Färbungsversuche (vgl. das oben Gesagte). Es dürfte daher in der Tat kaum bezweifelt werden können, dass der eigentliche Exkretionsprozess auch bei den Nemertinen in das Kanalepithel verlegt ist.

e. Rotatorien.

Bei den von mir untersuchten Formen wurden keine festen Partikel oder Vakuolen in den Wimperzellen angetroffen. Der Protoplasmakörper derselben ist wohl meistens zu unbedeutend entwickelt, als dass er grössere Mengen solcher Einschlüsse enthalten könnte. Zu dem gleichen Resultat kommt WILLEM in Bezug auf *Asplanchna priodontu*: »... vacuoles sont rares et très petites dans le culot portant la flamme vibratile, absentes dans la paroi du tube» (S. 24). Die geräumige Körperhöhle wird von den verzweigten Ausläufern von Zellen durchgezogen, welche in Verbindung mit den Terminalzellen stehen. GAST (1900) sah in diesem Zellgewebe — Exkretionsgewebe, wie er es nannte — bei *Apsilus vorax* Vakuolen und Körner und konnte einen Transport von Körnern von einer Zelle zur andern mit dem Protoplasmastrom beobachten. Er ist der Ansicht, dass die Körner auf diese Weise zu den Terminalzellen transportiert würden, in denen er ähnliche Körper fand, und daselbst zur Abscheidung kämen. Eine solche Abscheidung von Körnchen durch die Wimperzellen ist jedoch meines Wissens bisher nicht beobachtet worden und feste Körner scheinen in der Wassergefässflüssigkeit bei den Rotatorien nicht gefunden worden zu sein. Auch wenn ein Körnchentransport in dem genannten »Exkretionsgewebe« zu den Wimperzellen denkbar ist, so braucht dies keineswegs zu beinhalten, dass von den letzteren Sekret abgegeben wird. Es ist auch denkbar, dass die Körner von den Wimperzellen zu den mit diesen verbundenen Kanalepithelzellen weitertransportiert werden und erst durch diese (in gelöster Form) in die Kanalflüssigkeit abgesondert werden. Feste Körner kommen nämlich nicht selten, wenn auch spärlich, in den drüsenartigen Teilen des Wassergefässsystems vor. Auch bei Vitalfärbungsversuchen bildeten sich gefärbte Tropfen in den entsprechenden Partien, aber nicht in dem Plasmakörper der Terminalzellen. Möglicherweise deutet die starke Färbbarkeit des Darmkanals mit Vitalfarbstoffen darauf hin, dass der Darm auch bei diesen Formen das eigentliche Exkretionsorgan darstellt. Eine exkretorische Wirksamkeit der Zellen des Darmepithels wurde auch bei *Hydatina senta* nachgewiesen (vgl. WILLEM 1910, S. 27).

f. Zusammenfassung.

Ein Vergleich zwischen den Resultaten der Färbungsversuche und unserer, wenn auch mehr oder weniger unsicheren Kenntnis der normalen Exkretionsprodukte und der Art ihrer Abgabe, welche wir uns in dem Angeführten zu verschaffen suchten, ergibt, dass die Schlüsse, welche auf Grund der Farbenexkretion gezogen werden können, auch für die normale Exkretion Geltung haben können.

Es ergab sich, dass das Wassergefässsystem besonders bei den *Trematoden* und bei den *Nemertinen* von grosser Bedeutung für die Exkretion sein dürfte; bei den *Rhabdocölen* treffen wir kompliziertere Exkretionsverhältnisse an, bei denen das Wassergefässsystem oft einen wichtigen Anteil hat. Bei den *Turbellarien* spielen sonst im allgemeinen nicht-emunktorielle Exkretionsarten (vor allem die Darmexkretion) eine weitaus grössere Rolle. Bei den *Cestoden* werden die Exkretionsprodukte hauptsächlich in Form von »Kalkkörpern« im Parenchym gespeichert. Auch bei den *Rotatorien* spielt das Wassergefässsystem wahrscheinlich eine untergeordnete Rolle für die eigentliche Exkretion; vermutlich wird sich bei fortgesetzten Untersuchungen ergeben, dass bei diesen Formen die Darmexkretion von recht grosser Bedeutung ist; dafür sprechen die starken atrocytären Eigenschaften des Darms.

In den Fällen, wo die Bedeutung des Wassergefässsystems als Ausscheidungsorgan für Abfallsprodukte klargelegt ist, finden wir, dass die exkretorische Funktion in die Epithelschicht der Kanäle oder in drüsenartigen Zellen mit atrocytären Eigenschaften verlegt ist, die sich an die Kanäle anschliessen. Dagegen haben die Terminalorgane sicherlich mit der Abscheidung der eigentlichen Exkretprodukte nichts zu schaffen (ausgen. bei den *Nemertinen*?).

Die exkretorische Funktion des Kanalepithels kann grosse Unterschiede aufweisen. Einmal finden wir, dass die Exkretion auf eine mehr oder weniger scharf begrenzte Partie des Kanalsystems konzentriert ist, welche dann nachweisbar eine andere Struktur hat als der übrige Teil (*Stenostomum*, *Gyratrrix*, *Trematoden*, *Rotatorien*); ein andermal scheint das Epithel in allen Teilen des Kanalsystems bis zu seinen Mündungsporen an der Exkretion teilzunehmen (*Nemertinen*) oder es fehlt wenigstens eine stärkere Konzentration des exkretorisch wirksamen Teiles (*Tricladen*, *Cestoden*).

Nicht selten finden wir eine funktionelle Verteilung der Sekretion, die sich darin äussert, dass Exkretstoffe in schwach saurer Lösung durch das eigentliche Wassergefässnetz, in alkalischer durch die Endstämme und die Endblase (*Galactosomum*) oder Endampullen (*Gyratrrix*) abgegeben werden. Im ersteren Falle kommen die Exkretstoffe in der Wassergefässflüssigkeit gelöst vor, im letzteren Falle bilden sie dagegen leicht Ausfällungen. Der Zweck einer solchen Reaktionsverteilung könnte vielleicht darin bestehen, dass die feineren Wassergefässkapillaren nicht von den festen Exkretprodukten verstopft werden, die sonst (d. h. bei alkalischen Reaktionsbedingungen) dort gebildet werden könnten. Die Bedeutung dieses Verhältnisses ist umso grösser je mehr das Wassergefässsystem für die Exkretion in Anspruch genommen wird (vgl. die oben erwähnten Formen mit *Uteriporus*, *Procerodes* und den *Cestoden*).

3. Vergleich mit dem Solenocytennephridium. WILLEM'S Theorie.

Es ist von grossem Interesse, die Resultate, zu denen ich hinsichtlich der Physiologie des Wassergefässsystems gekommen bin, mit den Untersuchungen GOODRICH'S (1899) über die sogen. Solenocytennephridien bei gewissen Anneliden zu vergleichen. Wie bekannt werden diese Solenocytennephridien als eine Art Zwischenform zwischen den »Protonephridien«, oder dem Wassergefässsystem der Plathelminthen, und den Metanephridien der Anneliden aufgefasst. Dem Solenocytennephridium schliesst sich bei Glyceriden und Nephtyiden ein Ciliophagocytärorgan an, welches aus zwei Teilen besteht: dem eigentlichen Ciliarorgane und dem Nephridialsack. Der erstere (ein umgewandelter Genitaltrichter) öffnet sich in den Nephridialsack, der den Nephridialkanal dicht anliegt, ohne mit diesem zu kommunizieren. Die Nephridialwand besteht aus einer plasmatischen Masse ohne Zellgrenzen; sie ist durchsetzt von sekundären Kanälen und Erweiterungen derselben, Kammern, welche von dem Hauptkanale ausgehen. In dieser Plasmamasse fand GOODRICH kleinere und grössere Granula und Tropfen, welche er als Exkretionsprodukte betrachtet. Nach Injektion von Karminpulver in die Leibeshöhle gewisser *Glycera*-Arten sah er, dass sich der Nephridialsack mit den festen Karminkörnern füllte. In der Plasmamasse des Nephridialsacks fand er gelöstes Karmin an den gleichen Stellen, wo die gelben Tropfen liegen. Er führt dies auf die geringe Quantität Karmin zurück, welche in der Leibeshöhle gelöst wurde. Das interessanteste von GOODRICH'S Versuchsergebnissen scheint mir zu sein, dass die *Solenocyten* — also Gegenstücke zu den Wimperzellen des Wassergefässsystems — *niemals gefärbt wurden*. GOODRICH vergleicht sie daher in funktioneller Hinsicht mit den MALPIGHI'schen Körperchen in der Vertebratenniere (nach der HEIDENHAIN'sche Theorie): *sie geben Vehikelflüssigkeit ab, aber keine Exkretionsprodukte*.

WILLEM (1910) hat eine Theorie über die Entwicklung der exkretorischen Funktionen des Wassergefässsystems aufgestellt, der wir schliesslich einige Zeilen widmen müssen. Er stellt sich vor, dass die Entwicklung eines Wassergefässsystems bei den Cölenteraten in Zusammenhang mit dem Auftreten einer Zwischenschicht (dem Mesoderm) zwischen den beiden ursprünglichen Keimblättern stehe. Diese konnten vom Anfang an ihre Exkretionsprodukte direkt abgeben. Bei der Bildung der Mittelschicht wird die innere exkretorische Fläche verringert. Statt dessen entwickeln sich die exkretorischen Funktionen des Ektoderms. Lokale Einstülpungen desselben ins Mesoderm erleichtern die Exkretion. Die Terminalzellen des gebildeten Kanalsystems bereiten sich ein Organ, das den Flüssigkeitsstrom in die Kanäle treiben kann; das sind die Wimperflammen. Die Wimperzellen dienen anfangs als Exkretionszellen. Auf diesem Stadium stehen noch die Polycladen. Höher oben (von den Trematoden an) verlieren die Terminalzellen ihre exkretorische Funktion und werden zu einer Art Filtrierapparat umgebildet, durch welchen die hypertensive Körperflüssigkeit in die Kanäle hineingesaugt wird. Die eigentlichen Ex-

kreationsprodukte werden nunmehr nur von den Kanalzellen abgegeben. Am besten ausgebildet finden wir diesen Entwicklungstypus des »Solenocytennephridiums« bei den Rotatorien und den Glyceriden. Im Zusammenhang mit der Entstehung einer Leibeshöhle bei den Anneliden macht dieser Nephridientypus eine wesentliche Veränderung durch. Von der Cöломwand wird ein Trichter ausgebildet, der mit dem Nephridium zusammenwächst (*Goniadidae*) und sich schliesslich in dessen Höhlung öffnet. Das Protonephridium ist in das gegen die Leibeshöhle zu offene Metanephridium übergegangen. — In dem letzten Teile seiner Theorie schliesst sich somit WILLEM vollkommen an GOODRICH an.

Was für eine Ursache vorlag, dass überhaupt bei den Plathelminthen ein Wassergefässsystem zur Ausbildung kam, wissen wir nicht. Der Gedankengang, den WILLEM in dieser Frage entwickelt, erinnert in vielen Punkten an die von LANG aufgestellte Hypothese. Dass die Entstehung des Wassergefässsystems mit der Entwicklung einer Mesodermis und mit der Vermehrung der Dissimilation in Zusammenhang stehen sollte, lautet in erster Hand sehr wahrscheinlich. Die physiologischen Untersuchungen führen indessen, wie wir gesehen haben, zu einem anderen Resultate. Bei den Turbellarien, welche wohl, wie man annimmt, dem Urplathelminthentypus am nächsten stehen, können wir in vielen Fällen keine besonders ausgeprägten exkretorischen Funktionen des Wassergefässsystems nachweisen. Es dient vielmehr weiterhin der Darm wie bei den Cölateraten als das wichtigste Exkretionsorgan. Dies ist auch dort der Fall, wo das Wassergefässsystem am besten entwickelt ist. Bei der Mehrzahl der Polycladen fehlt dieses Organ oder ist wenigstens sehr schwach entwickelt, trotz ihrer oft bedeutenden Körpergrösse und trotz des mächtigen Parenchyms; ein als Ersatz dienendes Exkretionsgewebe scheint nicht ausgebildet worden zu sein. — Auch die Frage, wie das Wassergefässsystem der Turbellarien gebildet wird, ist noch unaufgeklärt. Die Hypothese, dass es durch Einstülpungen vom Ektoderm aus entstehen sollte, erscheint mir sehr zweifelhaft. Embryologisch gibt es meines Wissens nichts anderes, was für dieselbe spricht, als LANG's Beobachtungen an *Discocoelis tigrina*, über die er jedoch selbst nur mit grösster Reservation berichtet. Bei den *Tricladen* wird nach meinen eigenen Beobachtungen das Wassergefässsystem auf alle Fälle nicht durch Einstülpung des Ektoderms angelegt. Wir gehen indessen nicht weiter auf diese Fragen ein, da es gegenwärtig unmöglich ist sie zu beantworten.

Der Kernpunkt in der Überlegung WILLEMS ist der, dass in den Funktionen des Wassergefässsystems eine Differenzierung eingetreten sein soll. Die Terminalzellen, die anfangs ein Exkretionsorgan waren, sind zu Filtrationsapparaten für die Körperflüssigkeit geworden — »fonction aquifère« nach WILLEM — und die exkretorische Funktion — »fonction dépuratrice« — ist ausschliesslich von den Kanalwänden übernommen worden. Die ursprünglichen Verhältnisse findet WILLEM bei den Polycladen repräsentiert, hinsichtlich derer er die Beobachtungen LANG's an *Thysanozoon* heranzieht. Wir haben indessen gefunden, dass man in der Tat nicht die geringsten Beweise dafür hat, dass die Terminalzellen hier Exkretionsprodukte

an die Kanäle abgeben. Es dürfte sich damit hier ebenso verhalten wie bei den Turbellarien im allgemeinen. Ausgehend von unserer Kenntnis, die wir über den Exkretionsmechanismus bei diesen Formen gewonnen haben, können wir sagen, dass das Wassergefässsystem schon bei den ursprünglichsten Formen die Verteilung in der Funktion zeigt, die wir höher oben, z. B. bei den Rotatorien, finden, dass m. a. W. die *Exkretion*, wo eine solche vorkommt, in die *Kanäle* verlegt ist, während die Terminalzellen wahrscheinlich nur Vehikelflüssigkeit liefern.

Ich kann schliesslich nicht umhin darauf hinzuweisen, dass WILLEM in der Tat der erste ist, der der Ansicht Ausdruck gegeben hat, dass die exkretorische Funktion in das Kanalepithel verlegt ist und, wenigstens bei den höheren Plathelminthen, nicht durch Terminalzellen stattfindet, wie man meistens geneigt ist anzunehmen. Leider haben die Gesichtspunkte WILLEM's nicht die Beachtung gewonnen, welche sie verdienen. Sogar in der modernen, zusammenfassenden Arbeit BURIAN's findet man sie nicht mit einer einzigen Zeile erwähnt! Statt dessen lesen wir hier (S. 331—32): »Bei den Plathelminthen und den Rotatorien sind es zweifellos die Terminalzellen, die sowohl das wässerig-salinische Ausführvehikel, wie auch die spezifischen Exkretstoffe in das Lumen der emunktoriellen Kanäle hinein absondern. . . . Im Gegensatz zu den Terminalzellen scheinen die Kanäle der Wassergefässsysteme lediglich als Ableitungswege zu fungieren.«

4. Über die Funktionen des Wassergefässsystems. Versuch einer Deutung.

Wir haben oben gehört, dass das Wassergefässsystem als ein Exkretionsorgan fungieren kann. Es ergab sich jedoch, dass diese Funktion in vielen Fällen nur von untergeordneter Bedeutung ist. Dies gilt besonders für gewisse Turbellarien (z. B. *Dendrocoelum*). Aus diesem Umstände dürfte hervorgehen, dass man die Entstehung und die Gegenwart des Wassergefässsystems dadurch nicht *vollständig* erklären kann, dass man auf die exkretorische Aufgabe hinweist, die es zu erfüllen haben sollte. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat man sogar die Hauptfunktion des Wassergefässsystems in anderer Richtung zu suchen.

Es liegt nahe, dabei von unserer Kenntnis über die Beschaffenheit der Gefässflüssigkeit auszugehen. Diese Flüssigkeit besteht sicherlich hauptsächlich aus Wasser, welches von den Geweben der Umgebung aufgenommen wurde.

Was für eine Rolle kann ein solcher Wassertransport für das Tier spielen? Man hat bisweilen geltend machen wollen, dass ein solcher Transport dazu beitragen sollte, das Tier in vollständigerer Weise mit Sauerstoff zu versehen, dass also das Wassergefässsystem neben seiner exkretorischen Wirksamkeit als eine Art kombiniertes Atmungs- und Zirkulationsorgan dienen sollte. Man kann jedoch nicht sagen, dass diese Erklärung eine grössere Tragweite habe. Der geringe Sauerstoffbedarf und die oft minimale Körpergrösse der hierhergehörigen Tiere macht ein solches Atmungsorgan ziemlich unnötig. Wir haben gesehen, dass das Wassergefässsystem bei den

relativ grossen Polycladen fehlt oder sehr unvollständig ausgebildet ist, während die kleinen Rhabdocölen ein besonders wohl ausgebildetes Wassergefässsystem besitzen. Die Cestoden, welche in einem beinahe sauerstofffreien Medium leben, besitzen ein ausserordentlich reiches Wassergefässnetz, welches ebenfalls nicht in höherem Masse der Exkretion zu dienen scheint; die Atmung ist wahrscheinlich bei diesen Tieren intramolekulär wie bei den ebenfalls parasitischen Ascariden (WEINLAND).

Ich stelle mir vor, dass *die ursprüngliche und eigentliche Aufgabe des Wassergefässsystems die Regulation des Wassergehaltes des Körpers und des osmotischen Druckes ist*¹. Ich will im Folgenden diese Auffassung durch einige Beispiele beleuchten.

Bei einem eben gefütterten *Dendrocoelum* findet man oft den Darm und seine Divertikel blasengleich ausgedehnt durch das Wasser, welches mit den festen Nahrungspartikeln aufgenommen wurde. Dieser Füllungszustand währt in der Regel nur eine kurze Weile; dann nimmt der Darm wieder seine ursprüngliche Form an. Das Wasser muss demnach abgeflossen sein. Dies kann nicht durch die Mundöffnung erfolgt sein, denn nach aussen gerichtete Flimmerströme im Darm oder im Pharynx gibt es nicht, und zu einer aktiven Kontraktion des Darms kommt es erst im Zusammenhang mit der Defäkation. Man muss also voraussetzen, dass das Wasser in das Darmsyncytium aufgenommen und darauf an das Parenchym abgegeben wurde. Wie früher hervorgehoben wurde (siehe Teil I), zeigen die Darmzellen tatsächlich während der Digestion eine bedeutende Volumsvergrößerung durch die Wasseraufnahme und füllen schliesslich unter Bildung eines Syncytiums beinahe das ganze Darmlumen aus. Der Überschuss an Wasser im Parenchym muss durch das Wassergefässsystem entfernt werden. Wahrscheinlich sind es dabei in erster Linie die Wimperzellen, welche das Wasser aufnehmen und abgeben. Man kann sich vorstellen, dass dieser Drainierungsprozess durch eine Saugwirkung der Kanäle erleichtert wird, deren Inhalt ständig abgeführt wird, einerseits durch die Wirksamkeit der Wimperflammen, andererseits durch Druckwirkungen bei geringeren lokalen Kontraktionen der Wassergefässkanäle.

Auch bei den Rhabdocölen kann man leicht beobachten, wie der Darm sich bei der Nahrungsaufnahme mit Wasser füllt, wenn man es mit einer grösseren Form zu tun hat, wie z. B. *Phaenocora* oder *Mesostoma*. Besonders bei der erstgenannten Form wird der Darm dabei so sehr gespannt, dass die Tiere wie kleine Kugeln aussehen. Auch bei den kleineren Rhabdocölen habe ich oft beobachtet, dass sie auf diese Weise durch das Wasser aufgeschwollen sind, welches sie mit der Nahrung aufgenommen haben. Bei gewissen Formen, z. B. bei *Stenostomum*, *Microstomum* u. a. finden wir im Pharynx einen starken, nach innen gerichteten Flim-

¹ Es kann eingewendet werden, dass auch die Ausscheidung des Wassers eine Art exkretorischer Tätigkeit sei. Dies ist allerdings richtig, in dem eingeschränkteren Sinne, in welchem der Exkretionsbegriff hier verstanden wird, ist aber nur die Ausscheidung der im Körper gebildeten dissimilatorischen Abfallprodukte, also der eigentlichen Exkretstoffe, gemeint. Übrigens scheint es, dass die *Wasserausscheidung* durch das Wassergefässsystem manchmal eher den Charakter einer passiven Filtration als eines aktiven Ausscheidungsprozesses hat.

merstrom. Wahrscheinlich wird auch dadurch Wasser aufgenommen. Ich habe *Stenostomum* in feinen, nahrungsfreien Karminsuspensionen gehalten und konnte nach einer Weile in vielen Fällen grössere oder kleinere Klumpen oder Ballen von Karminkörnern im Darm konstatieren. Die Körner können wohl kaum auf aktivem Wege von den Tieren aufgenommen worden sein. Auch bei anderen Formen dürfte das Wasser rein passiv in den Darm hineinkommen, besonders wenn die Tiere umherschwimmen. Sie halten nämlich dabei den Mund oft offen, wie aus einer kleinen interessanten Beobachtung von M. S. SCHULTZE (1831, S. 45) hervorgeht: »Sind die Thiere (*Derostomum Schmidtianum* — *Phaenocora unipunctata* ÖRST.) nicht durch ein Deckgläschen gedrückt und ist der Tropfen Wasser, welcher sie umgiebt, nicht zu niedrig, so beginnen sie alsbald ihre gewohnten schnellen Bewegungen, und zugleich mit dem Eintritt derselben öffnet sich auch der Schlund, um den durch den Wimperstrudel einströmenden Nahrungsmitteln freien Durchgang zu gestatten».

Es ist offenbar, dass grosse Mengen von Wasser ständig auch durch die äussere Körperbedeckung in das Tier hineinkommen. So fand z. B. LÖHNER bei seinen Vitalfärbungsversuchen, dass die gefärbten Blasen rasch durch ungefärbte ersetzt werden, welche zuerst unter dem Körperepithel auftraten und dann unter Volumszunahme in das Parenchym hineinwanderten, von wo aus sie in der gleichen Weise entfernt wurden wie die gefärbten Blasen. Auf diese Weise geht ein ständiger Wasserstrom durch das Körperepithel in das Parenchym hinein. Auch bei den übrigen Turbellarien findet offenbar ein solches gleichmässiges Einströmen von Wasser durch die äussere Körperbedeckung statt. Bei diesen Tieren ist indessen ein besonderer Apparat ausgebildet, der das Wasser ableitet und abgibt — das Wassergefässsystem.

Bei den *Trematoden*, welche von dünnflüssiger Nahrung, von Blut, Lymphflüssigkeit u. dgl. leben, muss die wasserabgebende Funktion des Wassergefässsystems offenbar von grösster Bedeutung sein.

Von noch grösserer Bedeutung muss dieser wasserregulierende Apparat bei den *Cestoden* sein, die ja ihre ganze Nahrung in flüssiger Form und zwar ausschliesslich mit dem die äussere Körperbedeckung passierenden Flüssigkeitsstrom aufnehmen. Mit den gelösten Nahrungsstoffen wird zweifellos eine grosse Menge Wasser aufgenommen, welches durch das Wassergefässsystem ausgeschieden wird. Tatsächlich erreicht ja auch das Wassergefässsystem bei diesen Formen seine stärkste Entwicklung. Dies dürfte seinen Grund weniger in der parasitischen Lebensweise an und für sich haben (zahlreiche parasitische Turbellarien besitzen kein Wassergefässsystem, ebenso im allgemeinen die Acanthocephalen), sondern vielmehr darauf beruhen dass die gelösten Nahrungsstoffe sehr verdünnt sind.

Bei den im allgemeinen mit einer Schale umgebenen *Rotatorien* dürfte die Wasseraufnahme durch die äussere Körperbedeckung kaum eine grössere Rolle spielen. Dagegen gelangen sicherlich sehr bedeutende Quantitäten Wasser durch die kräftige orale Flimmerwirksamkeit in den Darm. Bei diesen lebhaften Tieren spielt die ständige Durchspülung mit Wasser sicherlich auch bei der Atemwirksamkeit eine

grosse Rolle. Man findet auch, dass die Rotatorien für Sauerstoffmangel im Wasser bedeutend empfindlicher sind als einige andere mit Wassergefässen versehene Formen.

Bei diesen Tieren besitzen wir in den Kontraktionen der Blase einen direkten Masstab für die Grösse der Quantitäten Wasser, welche durch das Gefässsystem ab- geschieden werden. Da die Blase in den Darm (die »Kloake«) mündet, könnte man sich allerdings denken, dass ein Teil des Wassers bei der Erweiterung der Blase durch den Anus und die Kloake in die Blase hineingesaugt werden könnte¹. Dies ist indessen nicht der Fall, wie ich mich durch folgenden einfachen Versuch über- zeugt habe.

Ich liess eine Anzahl *Euchlanis triquetra* EHRBG und *Rattulus cylindricus* IMHOFF mehrere Stunden lang in einer Karmin suspension verweilen. Im Darm und in der Kloake wurden grössere und kleinere Karminansammlungen beobachtet, dagegen nicht in der Blase. — Auch entsprechende Versuche mit Karmin suspensionen ergaben das gleiche Resultat.

Bei einem anderen Versuche wurde eine starke Kongorotlösung verwendet, in welcher die Tiere (*Euchlanis triquetra*) 24 Stunden lang verblieben. Nach dieser Zeit war der ganze Darmkanal (auch der Kieferapparat) stark rot gefärbt; dagegen waren sowohl die Blasenflüssigkeit als auch die Wände der Blase vollkommen ungefärbt. Auch das Wassergefässsystem und die Körperflüssigkeit waren vollständig ungefärbt. Die Tiere waren bei bestem Wohlbefinden und zeigten kräftige Kontraktionen der Blase. Einige Tiere wurden bei schwachem Deckglasdruck unter Zusatz einiger Tropfen starker Farblösung untersucht, bis sie intensiv gelb gefärbt waren. Ein Einströmen von Farbpartikeln in die Blase oder eine Lösung von solchen Partikeln daselbst konnte nicht beobachtet werden. In der Diastole unterschied sich die Blase durch ihren wasserklaren Inhalt scharf von der intensiv gefärbten Lösung in der Umgebung des Tieres. Bei den Kontraktionen der Blase konnte jedesmal sehr schön beobachtet werden, wie plötzlich ein heller Strahl aus der Analöffnung des Tieres hervorschoß, worauf die Farbflüssigkeit sich sogleich wieder ringsum den Körper schloss. Da eine ähnliche pulsierende Wassergefässblase bei den Trematoden vor- kommt, habe ich die gleichen Versuche auch mit einer *Distomum*-Art gemacht, die in *Bithynia tentaculata* angetroffen wurde. Bei Kontraktionen der Blase bemerkte man auch hier eine schwache Aufhellung der Farblösung. Da das Volumen der Blase hier bedeutend kleiner ist als bei *Euchlanis* und die Kontraktionen langsamer verlaufen, trat das Entleerungsphänomen lange nicht so deutlich hervor wie bei dem früheren Falle. Die Blasenflüssigkeit war vollständig ungefärbt. — Ich ver- suchte zu konstatieren, ob sich eine Veränderung der Farbe von Kongorotlösung konstatieren liesse, welche eine saure Reaktion der Gefässflüssigkeit andeuten könnte (Kongorot wird bei saurer Reaktion blau). Weder *Euchlanis* noch *Distomum* zeigten

¹ Bei *Brachionus militaris* EHRBG will KOHN beobachtet haben, dass bei Zusatz einer ge- ringen Menge Indigo zum Wasser feine Farbpartikel in die Kloake und in die kontraktile Blase hineingezogen und dann auf dem gleichen Wege wieder ausgestossen wurden (zit. n. HUDSON und GOSSE, Suppl. S. 52).

eine solche Veränderung der Farbe. Auch in Neutralrot-, Lackmus- und Methylorangelösungen fehlte ein Farbumschlag.

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, dass *die Blasenflüssigkeit ausschliesslich durch Abscheidung vom Wassergefässsystem gebildet wird*. Die Anzahl der Blasenkontraktionen muss uns also eine direkte Vorstellung von dem Abscheidungsvermögen des Wassergefässsystems geben. Eine sehr lehrreiche Zusammenstellung über unsere bisherige Kenntnis hinsichtlich der Kontraktionsfrequenz der Blase bei verschiedenen Formen mit einem Wassergefässsystem finden wir in der Arbeit BURIANS (l. c., S. 326). Ich erlaube mir hier seine Tabelle zu zitieren:

| | | | |
|---|---|-----------------------|------------|
| <i>Trematoden</i> | } | Sphyranura Osleri | 30 Sek. |
| | | Cotylaspis insignis | 20—55 Sek. |
| Scolices von einigen Bandwürmern ca. 2 Sek. | | | |
| <i>Rotatorien</i> | } | Apsilus vorax | 60 Sek. |
| | | Callidina symbiotica | 45 Sek. |
| | | Asplanchnus priodonta | 15 Sek. |
| | | » helvetica | 6 Sek. |
| | | Polyarthra platyptera | 6 Sek. |

Zu dieser Zusammenstellung kann ich folgende eigene Beobachtungen und approximative Berechnungen hinzufügen:

Tab. IX.

| | Art. | Zeitintervall zwischen zwei Blasenkontraktionen. | Verhältnis des Blasenvolumens zum Körpervolumen ¹ . | Berechnete Zeit für die Ausscheidung einer dem Körpervolumen entsprechenden Flüssigkeitsmenge. |
|-------------|---|--|--|--|
| Trematoden. | <i>Dist. globiporum</i> RUD. (in <i>Bythinia tentaculata</i>). | ca. 35 Sek. | ca. 1:170 | 1 St. 40 Min. |
| | <i>Cercaria microcotyla</i> FILL. (in <i>Paludina vivipara</i>). | 1—3 Min. | ca. 1:40 | ² / ₃ 2 St. |
| Rotatorien. | <i>Synchaeta tremula</i> . | ca. 1 Min. | ca. 1:70 | 1 St. 10 Min. |
| | <i>Rattulus</i> -Arten. | 3—4 Sek. | ca. 1:500 | 25—35 Min. |

Zum Vergleiche möge mitgeteilt werden, dass JOLIET (1883, S. 1081) und WILLEM (1910) berechnet haben, dass eine Wassermenge von der Grösse des Körpervolumens von den untersuchten Rotatorien innerhalb einiger Minuten, resp. einiger Stunden ausgeschieden werde.

¹ Der Berechnung des Körpervolumens der Trematoden und der *Rattulus*-Arten wurde die Formel für das Volumen eines Ellipsoids, $\frac{4}{3} \pi \cdot a \cdot b \cdot c$ zu Grunde gelegt, wobei a, b und c den Halbachsen für Länge, Breite und Durchschnitt entsprechen; für die *Rattulus*-Arten gilt ziemlich genau die Formel des Rotationsellipsoids, $\frac{4}{3} \pi \cdot a b^2$. Die *Synchaeta*-Arten haben dagegen eine mehr konische Körperform.

Auch abgesehen von allen derartigen natürlich äusserst approximativen Berechnungen bekommt man einen starken Eindruck von dem Ausscheidungsvermögen — oder vielleicht sollte man richtiger sagen dem Filtrationsvermögen — des Wassergefässsystems, wenn man die enorme Grösse der kontraktile Blase in Betracht zieht. Bei *Asplancha brightwelli* (GOSSE) kann sie $\frac{1}{4}$ des Körpervolumens einnehmen, bei *A. ebbesbornii* (HUDSON) bis zu $\frac{2}{3}$ (nach HUDSON und GOSSE 1886); die letztere Ziffer wird auch für *Brachionus militaris* (COHN) angegeben.

Ungesucht kommt man zu dem Vergleiche mit Formen, welche echte Nephridien besitzen, wie z. B. *Lumbricus*, wo der Blaseninhalt nach CUÉNOT (1898) nicht häufiger als ungefähr jeden dritten Tag entleert wird; nach diesem Verf. soll die Strömung in den Segmentalorganen bisweilen sogar vollkommen aufhören. Auch WILLEM und MINNE (1899) heben hervor, dass die Strömung der Nephridialflüssigkeit bei den Oligochäten ziemlich langsam erfolgt und bei den Lumbriciden weiterhin durch den kapillaren Widerstand in den langen und engen Schleifenkanälen erschwert wird. BURIAN bemerkt daher (S. 327), dass der enorme Unterschied, der zwischen den Wassergefässen und den Nephridien der Anneliden im Hinblick auf die *Strömungsgeschwindigkeit* vorhanden ist, vollkommen unerklärlich wäre, wenn man annehme, dass beide Arten von Emunktorien funktionell vollkommen gleichwertig wären. Er hält es daher für recht wahrscheinlich, dass die Wassergefässe mit ihrem raschen Flüssigkeitsstrom wesentlich dazu dienen den in den Körper hineingelangten Wasserüberschuss abzuführen, dass sie also in der gleichen Weise wie die pulsierende Vakuole der Protozoen und abweichend von den Nephridien der Anneliden neben der rein emunktoriellen Wirksamkeit auch die Aufgabe haben als *Regulatoren des Wassergehalts* zu dienen.

Auch wenn man in Betracht zieht, dass die Wasserdurchströmung bei Rotatorien eine besondere nahrungs- und auch wohl respirationsphysiologische Bedeutung hat und ferner, dass es nicht sicher oder nicht einmal wahrscheinlich ist, dass die Flüssigkeitsströmung bei *allen* Formen mit einem Wassergefässsystem so stark ist, so dürfte es doch auf Grund des eben Angeführten kaum bezweifelt werden können, dass die Regulation des Wassergehalts des Körpers eine ausserordentlich wichtige, dem Wassergefässsystem zukommende Aufgabe ist.

Mit dieser Wasserregulation geht indessen wahrscheinlich, wie wir im Folgenden sehen werden, auch eine Regulation des osmotischen Druckes in den Geweben Hand in Hand.

Als ich vor einigen Jahren mit meinen Untersuchungen über die marinen Turbellarien begann, fiel es mir auf, wie schwer es meistens war über den Bau des Wassergefässsystems bei diesen Formen ins Klare zu kommen. Diese Schwierigkeit, welche darauf zurückgeht, dass die Kanäle selten deutlich hervortreten, existiert lange nicht in gleichem Grade bei den Süsswasserformen, welche ich früher studiert hatte. Besonders bei den Rhabdocölen tritt der Unterschied in der Entwicklung des Wassergefässsystems bei den Süss- und den Salzwasserformen stark hervor.

Es zeigte sich später, dass auch Forscher mit einer längeren Erfahrung auf

diesem Gebiete zu den gleichen Resultaten gekommen waren. So lesen wir in v. GRAFF's grosser Monographie über die Rhabdocölen: »Dazu kommt noch der weitere Umstand, dass die im Salzwasser lebenden Formen, auch wenn sie sonst sehr durchsichtig sind, doch nur selten die Wahrnehmung des Gefässsystems gestatten. Die Tatsache war schon SCHMIDT bekannt, wogegen es bis heute an einer Erklärung derselben gebricht« (S. 100).

Ich für meinen Teil glaube, dass die schwächere Entwicklung bei den marinen Formen mit dem hohen osmotischen Drucke des umgebenden Mediums in Zusammenhang steht.

Auf Grund der Untersuchungen BOTAZZI's, FREDERICQ's und zahlreicher anderer Forscher wissen wir, dass der osmotische Druck bei den Süßwasserfischen einerseits, den Salzwasserfischen andererseits bedeutende Unterschiede aufweist. Man kann diese Verschiedenheit so ausdrücken, dass die Körperflüssigkeiten bei den Süßwasserformen und bei den Meeresteleostien einen konstanten osmotischen Druck besitzen, welcher höher ist als der in dem Medium der Umgebung herrschende Druck, während die Körperflüssigkeiten bei Salzwasserformen im allgemeinen (bes. Elasmobranchien) mit der Umgebung ungefähr isotonisch sind. Diese Verschiedenheit erstreckt sich auch auf die Evertebraten. Darüber sagt BOTAZZI (1908, S. 268): »Unter den See- und Süßwassertieren gibt es einen tiefen Unterschied bei den Wirbellosen; denn während die Seewirbellosen auf dieselbe Art wie die Elasmobranchien und Ganoiden alles Tiere sind, welche innere Flüssigkeiten haben, die isotonisch mit dem Wasser sind, in welchem sie leben, haben die Süßwasserinvertebraten hingegen Flüssigkeiten von einer bestimmten Konzentration, welche sie konstant erhalten, solange sie in demselben salzarmen Wasser leben.«

Allerdings wissen wir nichts über den osmotischen Druck bei den Süß- und den Salzwasserturbellarien. Es liegt indessen die Annahme sehr nahe, dass hinsichtlich des osmotischen Druckes bei den Turbellarien ähnliche Verhältnisse herrschen wie sie für Cölenteraten, Echinodermen, Gephyréen, Crustacéen, Gastropoden und Cephalopoden festgestellt wurden. Da der osmotische Druck im allgemeinen durch die Ausscheidungsorgane reguliert zu werden pflegt, kann man Veranlassung haben in dem Wassergefässsystem die osmoregulatorische Einrichtung der Turbellarien zu sehen. Wir können von der einfachen Voraussetzung ausgehen, dass die Ausbildung eines relativ hohen und konstanten osmotischen Überdrucks bei den Süßwasserturbellarien eine recht bedeutende osmotische Arbeit erfordert. Diese osmotische Arbeit wird durch das Vorkommen eines reich verzweigten Wassergefässsystems erleichtert, besonders da die Terminalzellen desselben durch zahlreiche Protoplasmaausläufer mit den Parenchymzellen der Umgebung in Verbindung stehen. Bei den marinen Formen, welche in einem salzreichen Milieu leben, ist lange nicht die gleiche osmotische Arbeit notwendig; im Gegenteil: es würde wohl eine allzu hohe Hypertonieität in den Zellen auf das Protoplasma eine schädliche Wirkung haben. Nur bei stärkeren Schwankungen des Salzgehalts des umgebenden Mediums könnten die osmo-

regulatorischen Eigenschaften des Wassergefässsystems möglicherweise eine etwas grössere Bedeutung erhalten.

Ich stelle mir vor, dass dies der Grund ist, warum das Wassergefässsystem bei den Salzwasserturbellarien nicht die gleiche kräftige Entwicklung erreicht wie bei Süswasserformen. Was die Polycladen betrifft, so dürfte das sporadische Vorkommen eines Wassergefässsystems eher darauf hindeuten, dass dieses Organ bei ihnen in regressiver Entwicklung steht als in progressiver. Möglicherweise dürfte man sogar die Vermutung wagen können, dass ihre Urformen früher mehr pelagisch lebten — wie ihre Larven — oder im allgemeinen grösseren Schwankungen hinsichtlich des Salzgehaltes in dem umgebenden Medium ausgesetzt waren. Was dagegen die Acölen betrifft, so dürften diese wohl als eine Gruppe zu betrachten sein, die auf einer primitiveren Organisationsstufe stehen geblieben und bei der ein Wassergefässsystem überhaupt nicht zur Entwicklung gekommen ist; in osmo-regulatorischer Hinsicht stehen sie also weiterhin auf dem Cölenteraten-Stadium. Bei den Rhabdocölen und den Tricladen, welche zum grossen Teile zum Leben im Süswasser übergegangen sind und deren marine Repräsentanten in Küstengebieten mit deren wechselndem Salzgehalte leben, finden wir dagegen ein Wassergefässsystem, welches jedoch bei den Süswasserformen weit stärker entwickelt ist als bei den Salzwasserformen.

Von dem gleichen Standpunkt aus — im Hinblick auf die osmo-regulatorische Funktion des Wassergefässsystems — muss man meiner Auffassung nach das Vorkommen von besonderen Hilfseinrichtungen des Wassergefässsystems betrachten. Hierher rechne ich vor allem die kontraktile Blase bei den Rotatorien, den Trematoden und bei gewissen Cestoden. Auch die *Foramina secundaria* der letzteren könnten hierher gerechnet werden.

Es ist besonders interessant, wenn man findet, dass eine solche kontraktile Wassergefässblase auch bei einigen Turbellarien-Gattungen auftritt, welche sowohl marine als auch Süswasser-Repräsentanten besitzen. *Nur bei den Süswasserformen hat man die kontraktile Blase gefunden; auch sonst ist das Wassergefässsystem bei ihnen stark entwickelt. Bei den Salzwasserformen dagegen fehlt die kontraktile Blase, und das Wassergefässsystem ist schwach ausgebildet.*

Bei der Süswasserform *Polycystis gættei* BRESSL. findet sich »im Hinterende eine höchst auffällige langgestreckte dickwandige und vorn blindgeschlossene, sehr kontraktile Blase von etwa halber Rüssellänge, in deren vorderes Viertel von der Seite her die beiden Excretionskanäle einmünden« (BRESSLAU 1906, S. 418). Diese Blase hat sich nach BRESSLAU sekundär durch Einstülpung der Hautpartie gebildet, auf welcher die beiden Wassergefässstämme ursprünglich ausmündeten. Das ursprüngliche Verhältnis finden wir nach BRESSLAU bei den marinen Arten, z. B. bei *P. mamertina* (v. GRAFF), wo die Blase fehlt. BRESSLAU zieht daraus den wahrscheinlich vollkommen richtigen Schluss: »Die Ausbildung dieses sekundären Excretionsbeckens bei *P. gættei* darf jedoch umso eher als eine im Zusammenhang mit der Anpassung an das Süswasserleben aufgetretene Erscheinung angesehen

werden, als . . . die gleiche Abänderung sich ganz unabhängig noch ein zweites mal bei dem gleichfalls zum Süßwasserleben übergegangenen *Phoronchus* (*Macrorhynchus*) *lemanus* eingestellt hat, dessen nächster marinen Verwandter *Ph. helgolandicus* sie ebensowenig besitzt wie die als Stammform von *Polycystis gattei* zu betrachtende *P. mamertina* (l. c., S. 422). Diesem Schluss hat später auch SEKERA (1911) beipflichtet. Eine Ansicht über die Ursache, warum eine solche kontraktile Wassergefäßblase gerade bei den Süßwasserformen zur Entwicklung kam, findet man weder bei BRESSLAU noch bei SEKERA. Ich für meinen Teil deute die Wassergefäßblase als einen osmo-regulatorischen Hilfsmechanismus. Welche grosse Bedeutung dieser gerade bei den Süßwasserformen besitzt, braucht wohl kaum näher erklärt zu werden.

Auch von der Gattung *Gyatrix* kennen wir eine marine Art, *G. attemsi*, und eine Süßwasserform, *G. hermaphroditus*. Eine Blase wurde bei der letzteren Form nicht gefunden. Es scheint mir jedoch, als würden die Endteile der Gefäßstämme — die Ampullen — auch hier einen gewissen Grad von Kontraktilität besitzen. Die Gefäßwände werden in dieser Partie von einer dicken Plasmaschicht gebildet; eine innere muskuläre Schicht, sowie sie bei *P. gattei* vorhanden ist (vgl. SEKERA), gelang es mir jedoch nicht zu entdecken. In der inneren Wand sieht man oft kleine nischenförmige Höhlungen entstehen und verschwinden. Ein paarmal habe ich auch beobachtet, dass die Wände sich langsam einander näherten, so dass das Lumen verschwand oder nur eine schmale Spalte mit zahlreichen kleinen Nischen in den umgebenden Wänden darstellte, die oft von dem inneren Lumen abgeschnürt zu sein schienen. Nach einer Weile öffnete sich die Spalte immer mehr und mehr und schliesslich nahm das Lumen wieder seine frühere Weite an (vgl. Textf. 12, g₁ g₂). Vielleicht ist demnach dieser Umstand ein Zeichen dafür, dass auch bei *Gyatrix hermaphroditus* ein osmo-regulatorisches Hilfsorgan — eine Wassergefäßblase — in Entwicklung begriffen ist. Da diese Art auch in Brackwasser angetroffen wird, können wir sie eventuell als eine verhältnismässig spät ins Süßwasser ausgewanderte Form betrachten (vgl. auch v. GRAFF 1904/08, S. 2147). Sie hat nicht eine kontraktile Blase von der gleichen Effektivität wie die Wassergefäßblase bei der älteren Süßwasserform *Polycystis gattei*.

Kontraktile Wassergefäßblasen finden sich im übrigen bei einer Anzahl rhabdocöler und allöocöler Formen, die nur im Süßwasser vorkommen.

Bei *Opistoma* münden nach VEJDOVSKY (1895, S. 104) die Ausführungsgänge des Wassergefäßsystems an der Bauchseite unmittelbar hinter dem Mund mit ampullenförmigen Endstücken aus. Die letzteren sind nach VEJDOVSKY pulsierende Gebilde. Nur durch Beobachtung des Exkretionsprozesses kann man über die Ausmündungsstellen Klarheit bekommen. Die Ampullen schwellen mehr und mehr an, indem sie sich mit einer wasserklaren Flüssigkeit füllen, und schliesslich tritt noch ein V-förmiger Verbindungskanal zwischen den beiden Ampullen hervor, der sich mit einer kleinen, zwischen den beiden Ampullen gelegenen Öffnung nach aussen hin öffnet.

Ähnliche Blasenkontraktionen beobachtete VEJDovsky bei *Bothrioplana bohemica*. Bei dieser Form besitzt das Wassergefäßsystem zwei Öffnungsporen, eine vordere und eine hintere. Kurz vor dem Entleerungsakte bildet sich an der hinteren Pore eine blasenförmige Erweiterung des Endstückes, die mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt ist, welche später durch eine plötzliche Zusammenziehung der Wände der Blase ausgepresst wird. Auch durch die vordere Mündungspore dürfte Wassergefäßflüssigkeit ausgepresst werden, denn ringsum den gemeinsamen Ausführungskanal der vorderen Wassergefäßzweige liegt ein »wahrscheinlich kontraktiles und dickwandiges Säckchen« (l. c., S. 184).

In anderen Fällen kommen blasenförmige Erweiterungen der Endstämme vor, jedoch ohne dass Kontraktionen beobachtet werden können. Derartige ampullenförmig erweiterte Endstücke hat z. B. MERESCHKOWSKY bei *Mesostoma graffi* (MERESCH.) gefunden (S. 49 und T. IV, Fig. 5). In diesen Fällen könnte es sich vielleicht ebenfalls um eine durch das Süßwasserleben hervorgerufene, beginnende Ausbildung von kontraktilen Wassergefäßblasen handeln.

Ich glaube an der Hand dieser Andeutungen gezeigt zu haben, dass es Vieles gibt, was für die Richtigkeit der Gesichtspunkte hinsichtlich der Funktionen des Wassergefäßsystems spricht, die ich früher angeführt habe.

Zusammenfassend können wir demnach sagen, dass *das Wassergefäßsystem in erster Linie wahrscheinlich als Regulator des Wassergehaltes im Körper dient. Im Zusammenhang damit kann es auch als Regulator des osmotischen Druckes in den Geweben dienen. Der Umstand, dass es als Ausscheidungsorgan wirkt, hat zur Folge dass es auch exkretorische Funktionen übernehmen kann. Bei den höher organisierten Formen treten diese so stark hervor, dass das Wassergefäßsystem bei diesen als ein Exkretionsorgan in des Wortes eigentlicher Bedeutung aufgefasst werden kann. Aber durchgehends treffen wir nicht-emunktorielle Exkretionsformen an, die im wesentlichen ebenso beschaffen sind wie bei den Cölenteraten — also Darmexkretion, verschiedene Arten von Exkretspeicherung u. s. w. Bei einer grossen Anzahl von hierhergehörigen Formen, besonders unter den Turbellarien, sind derartige Exkretionsmechanismen noch von überwiegender Bedeutung.*

Nachtrag.

Erst nachdem das Manuskript dieser Arbeit fertig geworden war, bekam ich eine Mitteilung von E. REISINGER (1922) zu Gesicht, welche die Fragen sehr eng berührt, die im zweiten Teil meiner Arbeit erörtert sind. Wie ich hat auch er Versuche mit Vitalfärbungen gemacht (hauptsächlich Methylenblau, Bismarckbraun, Neutralrot und Alizarin wurden hierzu benutzt). Die Arten, die R. am genauesten untersucht zu haben scheint, sind *Gyratix hermaphroditus*, *Polycystis goettei* und eine neu gefundene Art, *Anoplorhynchus piger* STEINBÖCK aus der Familie *Trigonostomidae* — alles also Arten, welche zu der Gruppe der mit einem Scheidenrüssel versehenen Rhabdocölen (*Calyptorhynchia*) gehören. Er ist hierbei zu Ergebnissen gekommen, die — ganz natürlich — mit meinen eigenen in vielem übereinstimmen.

Von besonders grossem Interesse ist es, dass, nach R., das Wassergefässsystem auch bei *Polycystis goettei* und *Anoplorhynchus piger* wie bei *Gyratix hermaphroditus* eine Teilung in eine neutralrotspeichernde Distalpartie und eine alizarinspeichernde terminale Proximalpartie aufweist. Zwischen diesen Partien scheint ein in atrocytärer Hinsicht völlig inaktiver Gefässteil zu liegen (dem proximalen Gefässtamm bei *Gyratix* entsprechend). In welcher Art sich die feineren Kapillaren zu den vitalen Farbstoffen verhalten geht nicht aus REISINGER's Mitteilung hervor. Im Anschluss ans Wassergefässsystem stehende atrocytäre Drüsenzellen (»Paranephrocyten« nach R.) hat R. sowohl bei *Gyratix* als auch bei *Polycystis goettei* gefunden. Bei der ersteren Art beschreibt er, ausser dem von mir beobachteten Atrocytenpaar, auch ein hinteres Drüsenpaar (um die Endteile der distalen Gefässstämme liegend). Ich bin aber nicht völlig davon überzeugt, dass die von R. bei *Polycystis goettei* gefundenen und abgebildeten grossen Drüsenzellen wirklichen Wassergefässatrocyten entsprechen; was Grösse und Aussehen anbetrifft (vgl. Fig. 2 bei R.) erinnern sie sehr stark an die grossen Schleimzellen bei *Polycystis nägeli* (S. 153).

Ich erlaube mir REISINGER's auf die Versuche gegründete Ansichten über die Exkretionsphysiologie der Turbellarien anzuführen.

»1) Das Epithel der Excretionskanäle und nicht die Terminalzellen stellen, wie es scheint, den wesentlichst excretorischen Teil der Rhabdocölenemunktorien dar.

2) Im System der Excretionskanäle sind es die Zellen der Hauptstämme und da vorzüglich der »rücklaufenden« Teile derselben, welche, in hohem Grade zur

Athrocytose befähigt und, vielfach durch Paranephrocyten unterstützt, hauptsächlich excretorisch tätig sind. 7

3) Bei den Vertretern der Calyptorhynchia kommt auch das im Bereich der Ausmündungen des Excretionsapparates gelegene homogene Plasma für die Ausscheidung bestimmter Stoffe in Betracht ».

Die Terminalzellen des Turbellarienmunktoriums kommen, nach R., vornehmlich für die Abscheidung von Imbibitionswasser in Betracht. —

Die Ähnlichkeit zwischen REISINGER's und meinen eigenen, auf Grund eines weitaus reicheren und vielseitigeren Materials, gezogenen Schlüsse ist ja sehr auffallend!

Meine Untersuchungen hinsichtlich der Farbenexkretion bei *Dendrocoelum*, *Gyratrix* u. a. Süßwasserturbellarien waren hauptsächlich schon im Jahre 1919 abgeschlossen und in meinem Lizentiaten-Spezimen mitgeteilt. Leider unterliess ich es jedoch eine gedruckte präliminare Mitteilung über meine Ergebnisse zu geben, da ich hoffte, die ausführlichere Arbeit bald darauf abschliessen und im Druck vorlegen zu können.



Litteraturverzeichnis.

- ABDERHALDEN, E., 1911. Über den Gehalt von Eingeweidewürmern an peptolytischen Fermenten. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 74.
- ABDERHALDEN, E. u. HEISE, R., 1909. Über das Vorkommen peptolytischer Fermente bei Wirbellosen. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 62.
- ARNOLD, G., 1910. Intracellular and General Digestive Processes in Planariæ. Quart. Journ. micr. Sc., N. S. Vol. 54.
- ASHER u. GARMUS, 1911. Die Permeabilität und das Scheidevermögen der Drüsenzellen für Farbstoffe u. s. w. Centralbl. f. Physiol. Bd. 25.
- VAN BENEDEN, P. J., 1850. Les vers cestoides ou acotyles. Bruxelles.
- BIEDERMAN, W., 1898. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 72.
- , 1911. Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. In WINTERSTEIN: Handbuch d. vergleich. Physiol. II. Physiologie des Stoffwechsels. 1 H.
- BOCK, S., 1913. Studien über Polycladen. Zool. bidrag från Uppsala (Zool. Beiträge aus Uppsala). Bd. 2.
- BOTTAZZI, F., 1908. Osmotischer Druck und elektrische Leitfähigkeit der Flüssigkeiten etc. Ergebn. d. Physiol. Bd. 7.
- BRAUN, M., 1879—93. Trematodes, in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4. (Vermes), I. a.
- , 1894—1900. Cestodes, in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. b.
- BRESSLAU, E., 1906. Eine neue Art der marinen Turbellariengattung *Polycystis* (*Macrorhynchus*) aus dem Süßwasser. Zool. Anz. Bd. 30.
- BRUNTZ, L., et SPILMANN, L., 1911. La coloration vitale des leucocytes doit avoir une signification physiologique. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 152.
- BURIAN, R. u. a. Verf. 1910—21. Die Exkretion. In WINTERSTEIN: Handbuch d. vergleich. Physiol. II. Physiologie des Stoffwechsels. 2. H.
- BÜRGER, O., 1897—1907. Nemertini. In BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4. (Vermes), Suppl.
- BÖHMIG, L., 1890. Untersuchungen über rhabdocölen Turbellarien. II. Plagiostomina und *Cylindrostomina* GRAFF. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51.
- , 1906. Tricladenstudien I. *Tricladida maricola*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 81.
- , 1909. Turbellaria, Strudelwürmer. II Teil: *Tricladida*. In Süßwasserfauna Deutschlands. H. 19.
- CARUS, J. V., 1857. *Icones Zootomicæ* (Fig. 16, T. VIII). Leipzig.
- CLAPARÈDE, E., 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig.
- COHNHEIM, O., 1912. Zur Physiologie der Nierensekretion. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 80.
- CUÉNOT, L., 1892. Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. Arch. de Biol. T. 12.
- , 1898. Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. de Biol. T. 15.
- EISIG, H., 1887. Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 16.
- FISCHEL, A., 1908. Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertiere, insbesondere bei Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. I.
- , 1910. Vitale Färbung. In Enzyklopedie d. Mikroskop. Technik. Bd. II.
- FRANCOTTE, P., 1881. Sur l'appareil excréteur des Turbellariés Rhabdocöles et Dendrocöles. Arch. de Biologie. Bd. 2.

- FREDERICQ, L., 1878. Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér. T. 7.
- GAST, R., 1900. Beiträge zur Kenntnis von *Apsilus vorax*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67.
- GEGENBAUR, C., 1852. Über die sogenannten Respirationsorgane des Regenwurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4.
- GOLDSCHMIDT, R., 1906. Mitteilungen zur Histologie von *Ascaris*. Zool. Anz. Bd. 29.
- GOODRICH, E., 1899. On the Nephridia of the Polychæta. Part II. Glycera and Goniada. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 41.
- GRABER, V., 1879. Über Amöboid-Epithelien. Zool. Anz.
- GRAF, A., 1894. Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von *Nephele vulgaris*. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28. Jena.
- V. GRAFF, L., 1875. Neue Mittheilungen über Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.
- , 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocelida. Leipzig.
- , 1899. Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig.
- , 1903. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschr. d. Universität Graz. Graz.
- , 1904—08. Acela und Rhabdocela in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. c.
- , 1905 a. Turbellaria. I. Acela, in Das Tierreich. Lief. 23. Berlin.
- , 1905 b. Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. II Rhabdocoela. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83.
- , 1909. Turbellaria, Strudelwürmer. I Teil: Allgemeines und Rhabdocoela. In Süßwasserfauna Deutschlands. H. 19.
- , 1911. Acoela, Rhabdocoela und Allocoela des Ostens der Vereinigten Staaten von Amerika. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 99.
- , 1912—17. Tricladida, in BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. c.
- , 1913. Turbellaria. II. Rhabdocelida, in Das Tierreich. Lief. 35. Berlin.
- GREENWOOD, M., 1892. On retractile cilia in the intestine of *Lumbricus*. Journ. of Physiol. Vol. 13.
- GROSVENOR, G. H., 1903. On the nematocysts of Aeolids. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 71.
- HADZI, J., 1906. Vorversuche zur Biologie der Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22.
- HALLEZ, P., 1873. Observations sur le Prostomum lineare (ÖRST.). Arch. de Zool. Exp. T. II.
- V. HOFSTEN, N., 1907. Studien über Turbellarien aus Berner Oberland. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85.
- , 1910. Zur Synonymik und systematischen Stellung von *Castrella truncata* (ABILDG.) Zool. Anz. Bd. 35.
- HUDSON, C. T. and GOSSE, PH. H., 1886. The Rotifera or Wheel-Animalcules. London.
- HÖBER, R. und KÖNIGSBERG, A., 1905. Farbstoffausscheidung durch die Nieren. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108.
- HÖBER, R., 1914. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig.
- , 1920. Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Aufl. 2. Berlin.
- JANDER, R., 1897. Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 10.
- JOLIET, L., 1883. Sur la fonction du sac rénal chez les Hétéropodes. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. T. 97.
- JORDAN, H., 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Bd. I, Die Ernährung. Jena.
- KEEBLE, F. and GAMBLE, F. W., 1907. The origine and nature of the green cells of *Convoluta roscoffensis*. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. 51.
- KEPNER, W. A., 1911. Nematocysts in *Microstoma*. Woods Hole. Biol. Bull. Bd. 20, No. 5.
- KOBERT, R., 1903. Über die Enzyme wirbelloser Tiere. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 99.
- KOWALEVSKY, A., 1889. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl. Bd. 9.
- , 1901. Étude biologique de l'*Hæmenteria costata*. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, Cl. phys.-math., Sér. 8, T. 11, No. 1.
- LANG, A., 1884. Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 11.

- Looss, A., 1902. Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. 16.
- LUTHER, A., 1904. Die Eumesostominen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 77.
- , 1908. Zur Kenntniss der Gattung *Macrostoma*. Festschr. f. PALMÉN. No. 5.
- , 1921. Untersuchungen an rhabdocölen Turbellarien. Fauna et Flora Fennica. 48. No. 1.
- LÖHNER, L., 1911. Zum Exkretionsproblem der Acölen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 12.
- , 1916. Zur Kenntnis der Blutverdauung bei Wirbellosen. Versuche mit *Dendrocoelum lacteum*. Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. Bd. 36.
- LÖNNBERG, E., 1889. Über eine eigenthümliche Tetrarhynchidenlarve. Bihang till K. V. Ak:s Handl. Stockholm. Bd. 15. Afd. IV, No. 7.
- , 1892. Einige Experimente, Cestoden künstlich lebend zu erhalten. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 11, No. 3—4.
- MARCHAL, P., 1889. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. de la Soc. zool. de France. T. 3.
- MARTIN, C. R., 1908. The Nematocysts of Turbellaria. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. 2. Bd. 52.
- MASTERMAN, A. T., 1894. On the nutritive and excretory processes in Porifera. Ann. and Mag. of nat. Hist. Ser. 6. Vol. 13.
- MERESCHKOWSKY, K. S., 1878—79. Über einige neue Turbellarien des weissen Meeres. Arch. f. Naturgesch. 45 Jahrg. Bd. I. Berlin.
- MESNIL, F., 1901. Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. Ann. de l'Inst. Pasteur. T. 15.
- METSCHNIKOFF, E., 1866. Reisebericht in Zeitschr. d. kais. russ. Ministeriums f. Volksaufklärung. Bd. 34.
- , 1878. Über die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. Zool. Anz.
- , 1880. Über die intracelluläre Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anz.
- , 1883. Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien. Bd. 5.
- , 1901. L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris.
- V. MÖLLENDORFF, W., 1915. Die Dispersität der Farbstoffe, ihre Beziehungen zu Ausscheidung und Speicherung in der Niere. Anat. Hefte. Bd. 53, H. 1.
- , 1918 a. Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 90, H. 4.
- , 1918 b. Die Bedeutung von sauren Kolloiden und Lipoiden für die vitale Farbstoffbindung in den Zellen. Ib.
- , 1920. Vitale Färbungen an tierischen Zellen. Ergebnisse d. Physiologie. Bd. 18.
- NIRENSTEIN, E., 1920. Über das Wesen der Vitalfärbung. PFLÜGERS Arch. 179.
- OTT, H. N., 1892. A Study of *Stenostoma leucops* O. SCHM. Journ. of Morph. T. 7. Boston.
- PANTEL, J., 1898. Le *Thrixion halidayanum*. ROND. La Cellule. Bd. 15.
- PEARL, E., 1903. The movements and reactions of freshwater Planarians. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 46.
- PFLÜGER, E., 1900. Über die Resorption künstlich gefärbter Fette. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81.
- PINTNER, TH., 1881. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 3.
- PRATT, E. M., 1905. The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogloal cell plexus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 49.
- PÜTTER, A., 1907—08. Der Stoffwechsel des Blutegels (*Hirudo medicinalis*). I, II. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 6, 7.
- REISINGER, E., 1922. Untersuchungen über Bau und Funktion des Excretionsapparates bei rhabdocölen Turbellarien. Zool. Anz. Bd. 54. Nr. 9/10.
- SAINT-HILAIRE, C., 1910. Beobachtungen über die intracelluläre Verdauung in Darmzellen der Planarien. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 11.
- SCHULTZE, M. S., 1851. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. I. Greifswald.
- SEKERA, E., 1911. Studien über Turbellarien. Sitzungsber. Böhm. Ges. wiss. 53.

- SOMMER, F., 1874. Über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Taenia medio-canellata* und *T. solium* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24.
- STAFFORD, J., 1896. Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 9.
- STOPPENBRINK, F., 1905. Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwasser-Tricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.
- WAGENER, G. R., 1852. Entelminthica, No. III. Arch. f. Anat. u. Physiol. (J. MÜLLER).
- WALLENGREN, H., 1901. Inanitionerscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. I.
- WEINLAND, E., 1901. Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme, bei *Ascaris*, einen tierischen Gärungsprozess. Zeitschr. f. Biol. Bd. 42.
- VEJDOWSKÝ, F., 1895. Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. I, II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.
- WESTBLAD, E., 1922. Resorption von Dottertropfen im Darm von *Dendrocoelum lacteum* (MÜLL.). Zool. Anz. Bd. 55.
- WILHELM, J., 1909 a. Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 32.
- , 1909 b. Zur Biologie der Seetricladen. Habilitationsschrift. Leipzig.
- WILLEM, W., et MINNE, A., 1899. Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. Mém. couronnées de l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 1. No. 1.
- WILLEM, W., 1910. Recherches sur les Néphridies. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 2. Class. de Sc. 2.
- VOGT, C., et YOUNG, E., 1882—94. Traité de l'Anatomie comparée. Paris.
-

Tafelerklärung.

(Tafel I nach Mikrophotographien, Tafel II nach eigenen Zeichnungen, aus freier Hand. Sämtliche Abbildungen auf T. II — mit Ausnahme der Fig. 5 — nach Tieren, welche mit Neutralrot gefärbt wurden).

Bezeichnungen.

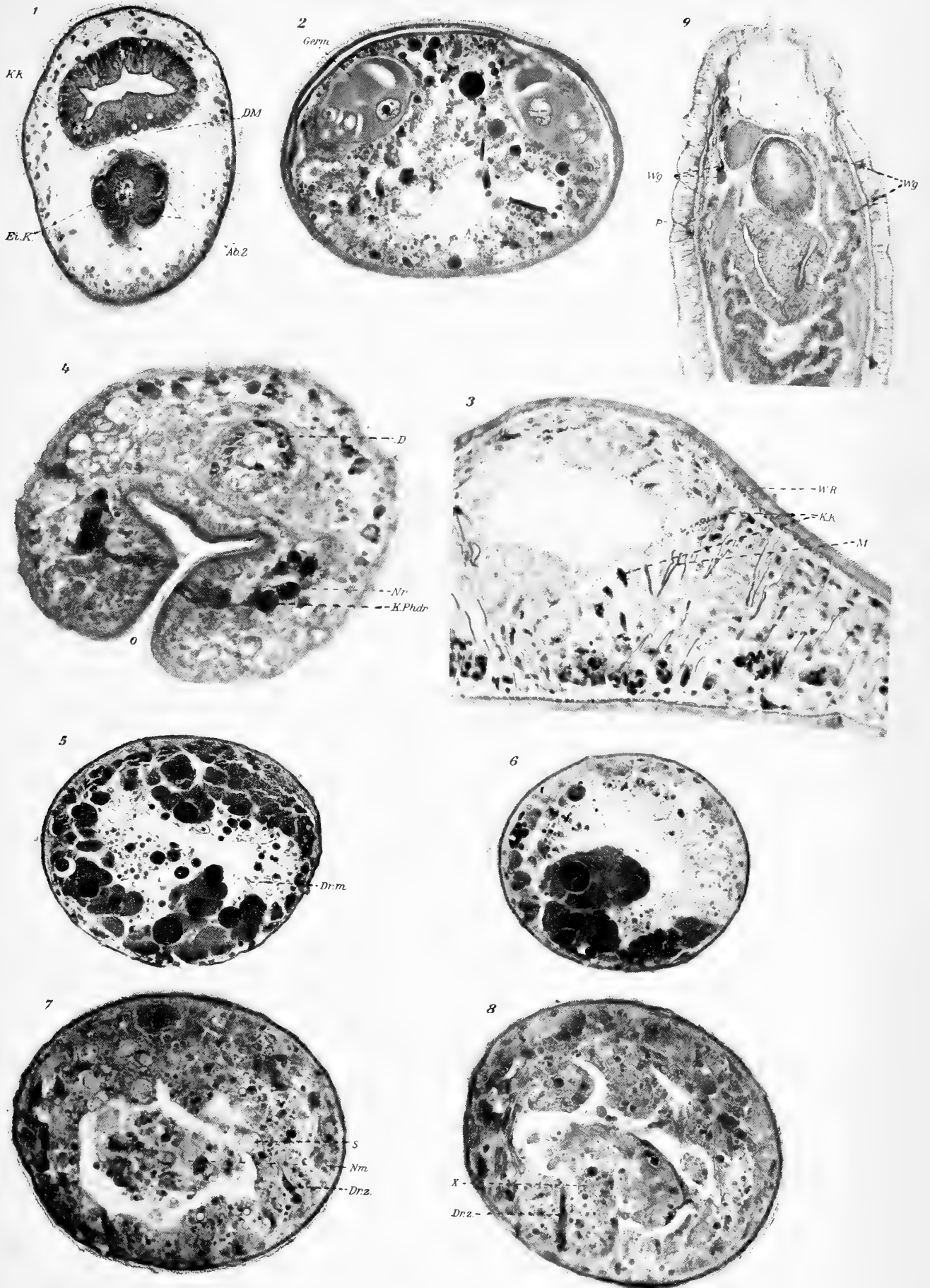
| | |
|--|--|
| <i>Ab. Z.</i> , Abortive Eizellen. | <i>K. k.</i> , Körnerkolbenzellen. |
| <i>Amp.</i> , Ampulle. | <i>Konkr.</i> , Konkrementen. |
| <i>Atr.</i> , Atrocyte. | <i>K. Phdr.</i> , Körnige Pharyngealdrüsenzelle. |
| <i>D.</i> , Darm. | <i>L.</i> , Lackmuskörnchen. |
| <i>dist. Wg.</i> , distaler Schenkel des Wassergefäßsystems. | <i>M.</i> , Muskel. |
| <i>D. M.</i> , Darmmuskulatur. | <i>N. m.</i> , Nahrungsmasse. |
| <i>Dr. m.</i> , Drüsenmündung. | <i>N. r.</i> , Nervenring. |
| <i>Dr. z.</i> , Drüsenzelle. | <i>O.</i> , Mund. |
| <i>Ei. K.</i> , Kern der Eizelle. | <i>P.</i> , Porus des Wassergefäßsystems. |
| <i>E. Wg.</i> , Endstück des Wassergefäßsystems. | <i>prox. Wg.</i> , proximaler Schenkel des Wassergefäßsystems. |
| <i>Exkr.</i> , Exkretkörnchen. | <i>S.</i> , Sekretball. |
| <i>F.</i> , Fetttropfen. | <i>Sam. bl.</i> , »Samenblase«. |
| <i>F. bl.</i> , Farbenblase. | <i>Schn. Wg.</i> , Schnabelast des Wassergefäßsystems. |
| <i>F. n.</i> , Farbnadeln. | <i>Ut.</i> , »Uterus«. |
| <i>Germ.</i> , Germarium. | <i>W. fl.</i> , Wimperflamme. |
| <i>H. Wg.</i> , Hauptstamm des Wassergefäßsystems. | <i>Wg.</i> , Wassergefäß. |
| <i>K.</i> , Kern. | <i>W. R.</i> , Wasserklarer Raum. |
| <i>K. dr.</i> , »Kreuzdrüsen«. | <i>X.</i> , Syncytiummasse. |

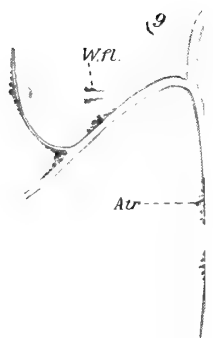
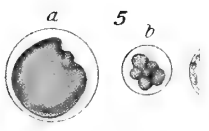
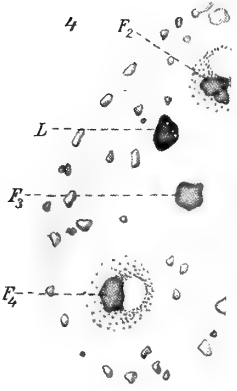
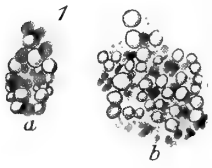
TAFEL I.

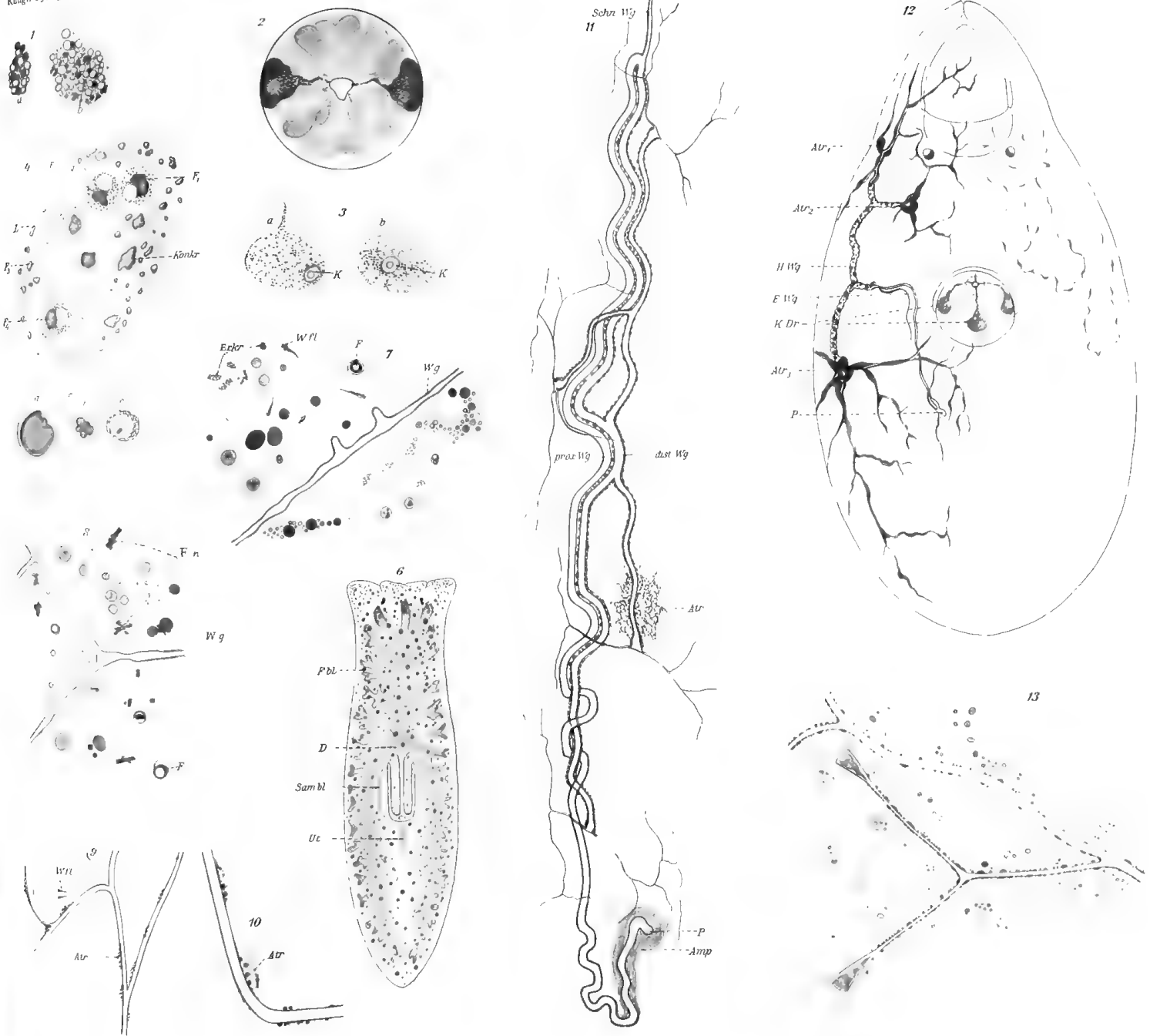
- Fig. 1. *Microstomum lineare*. — Querschnitt im Gegend des Keimstockes. GILSON. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $200_{/1}$.
- Fig. 2. *Acrorhynchus caledonicus*. — Querschnitt im Gegend des Keimstockes. GILSON. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $200_{/1}$.
- Fig. 3. *Phanocora unipunctata*. — Querschnitt hinter dem Munde. Sublimat. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $200_{/1}$.
- Fig. 4. *Microstomum lineare*. — Querschnitt durch den Mund und den Darmzipfel. GILSON. DELAFIELD's Hämatox. — $360_{/1}$.
- Fig. 5—8. *Protrhynchus stagnalis*. — Querschnitte durch den mittleren Körperteil. GILSON. DELAFIELD's Hämatox. — $200_{/1}$.
Fig. 5—6 von einem Hungertiere.
Fig. 7—8 von einem mit Mehlwurm fett und Karmin gefütterten Tiere.
- Fig. 9. *Tetrastemma candidum*(?) — Horizontalschnitt durch die Vorderende. Vitale Methylenblaufärbung. GILSON—Ammoniummolybdat. Saffranin. — $60_{/1}$.
(Verf. gez.).

TAFEL II.

- Fig. 1. Körnerkolbenzellen; a. von *Uteriporus vulgaris*, b. von *Monocelis fusca*.
- Fig. 2—3. *Mesostoma lingua* (junges Tier).
 Fig. 2. Pharynx mit Lateraldrüsen.
 Fig. 3. Lateraldrüsenzellen; a. sekretreiche, b. sekretarme Zelle.
- Fig. 4—5. *Stenostomum leucops*.
 Fig. 4. Zusammengebackter Nahrungsball aus dem Darm nach Fütterung mit mit Sudan III gefärbtem Butterfett (F_1 — F_4 m. o. w. verdaute Butterfettkugeln); ein Lackmuskörnchen (L) war zufälligerweise mit der Nahrung eingekommen.
 Fig. 5. Butterfettkugeln, mit Sudan III gefärbt, in verschiedenen Stufen der Verdauung.
- Fig. 6—8. *Dendrocalum lacteum*.
 Fig. 6. Geschlechtsreifes Tier nach der Färbung.
 Fig. 7—8. Gefärbte Elemente aus dem Parenchym.
- Fig. 9—10. *Mesostoma lingua*. — Wassergefäße mit Neutralrotatrocyten. (Fig. 10 stärker vergrößert.)
- Fig. 11. *Gygratrix hermaphroditus*. — Wassergefäßsystem an der linken Seite des Körpers (von der Oberseite gesehen).
- Fig. 12. *Acrorhynchus caledonicus*. — Wassergefäßsystem und Kreuzdrüsen. (Rechts ein Teil des feinsten Atrocytennetzes eingezeichnet.)
- Fig. 13. *Galactosomum lacteum*. — Teil des Wassergefäßsystems mit zwei Endkapillären.
 (O. Mattson, foto).
-







LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 7.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 7.

STUDIEN

ÜBER

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER UMBELLIFEREN

VON

ARTUR HÅKANSSON

MIT 18 TEXTFIGUREN UND 1 TAFEL

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 14. Februar 1923 vorgelegt.

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Einleitung.

Trotz der umfangreichen Literatur, die bereits über die Embryosack- und Pollenentwicklung der Angiospermen vorhanden ist, ist über die der Umbelliferen nur wenig bekannt. Ich begann daher eine Untersuchung einer Anzahl von Vertretern dieser Familie. Da sich zeigte, dass sich bei den verschiedenen Gattungen Unterschiede in der Zahl der Embryosackmutterzellen, dem Verhalten der Makrosporen, dem Aussehen der Samenanlagen usw. vorfanden, wurden in das Untersuchungsmaterial viel mehr Arten mitaufgenommen, als von Anfang an beabsichtigt war, und zwar deshalb, weil es schien, als ob man aus diesen Verschiedenheiten Charaktere ableiten könnte, um gewisse Gruppen von Gattungen abzugrenzen, die schon seit langem aufgestellt sind. Schliesslich wurde auch ein Vergleich zwischen der Samenentwicklung bei den Umbelliferen und bei gewissen anderen Familien angestellt, um zu sehen, ob sich daraus für die Stellung der Umbelliferen im System irgendwelche Schlüsse ziehen lassen. Selbst untersuchte ich dabei — doch vorläufig nur unvollkommen — einige Cornaceen. Meine Laboratoriumsarbeiten waren abgeschlossen, als JURICAS Abhandlung erschien (1922).

Derjenige Teil der Entwicklungsgeschichte der Umbellatenblüte, welcher die Reihenfolge der Anlegung der verschiedenen Blütenteile und die Bildung des unterständigen Ovariums umfasst, ist häufig untersucht worden (JOCHMANN 1855, PAYER 1853, GOEBEL 1884, CAMMERLOHER 1910). Das letztgenannte bildet sich nach diesen und anderen Forschern aus zwei anfangs halbmondförmigen Karpiden, deren Seitenteile nach der Mitte der Blüte hinwachsen, wo sie zusammenstossen, während sich gleichzeitig vor jedem Karpide eine Vertiefung bildet. Die zusammengewachsenen Seitenteile der Karpiden bilden hierdurch die Scheidewand des Ovariums, und in jedem seiner Fächer werden zwei Samenanlagen angelegt, deren eine aufwärtswächst und abortiert (JOCHMANN 1855 u. a.), während die andere abwärtswächst, hängend und epitrop wird und ein dickes Integument erhält. Die abortierenden Samenanlagen hat CAMMERLOHER (1910) bei einer grossen Zahl von Umbellaten gefunden und nach ihm sind sie bei allen vorhanden. Er macht einige Angaben über ihre Stellung und ihr Aussehen. FAMILLER (1896) hatte schon vorher etwas über ihren Bau und ihre mutmassliche Funktion mitgeteilt. Der Bau des Ovariums und besonders der Gefässstrangverlauf in diesem ist von MARTEL (1905, a und b) bei einer

Reihe von Arten untersucht worden. Die Karpiden haben je fünf Dorsalstränge und einen gemeinsamen Kommissuralstrang, der oben in zwei Teile gespalten ist und der sich aus vier »fascetti placentali« gebildet hat. Von letzteren gehen nur zwei in den Funikulus zu den normalen Samenanlagen weiter, die anderen Samenanlagen sind, wie gesagt, abortiert. »Le pistil . . . représente morphologiquement deux verticilles de cinq phyllomes chacun« (1905, a, S. 85). »Il gineceo . . . ha teoricamente il significato de due verticilli completi« (1905, b, S. 280). MARTEL nimmt offenbar an, das Gynöceum werde bei den Umbellaten aus zehn Karpiden gebildet. CAMMERLOHER (1910, S. 291) gibt unrichtigerweise an, dass MARTEL das Vorhandensein von vier Karpiden annimmt. Unbegreiflich ist MARTELS Behauptung, die Samenanlagen nähmen ihren Ursprung vom Stylopodium (s. Fig. 1 f_I — f_{III} in dieser Abhandlung: die Samenanlagen werden offensichtlich zuerst am Boden des Ovariums angelegt, werden aber dann aufwärts weitergeführt). Die hängenden Samenanlagen haben einen kleinen Nuzellus (TANFANI 1891), der vom Embryosack vor der Befruchtung zerstört wird (TANFANI 1891, KAYSER 1891 und 1893, BOCHMANN 1901). VAN TIEGHEM sah dasselbe bei einigen Umbellaten (1898), die also nach ihm durch tenuinuzellate unitegme Samenanlagen ausgezeichnet sind. Schon JOCHMANN (l. c., S. 22) sagt von der Samenanlage zur Zeit der Befruchtung: »Hoc tempore ovuli nucleus totus resorptus et sacco embryonali repletus esse solet«. COULTER und CHAMBERLAIN (1903) konstatierten bei *Sium* die Abwesenheit einer Deckzelle im Nuzellus und das Vorkommen einer EMZ¹, die direkt in gleicher Weise wie bei *Lilium* in einen Embryosack übergang. Auch ein paar Einzelheiten über den Bau des fertigen Embryosacks — er war achtkernig — werden erwähnt. PETERSEN (1914) sagt einiges über den Embryosack bei *Anthriscus silvestris*. HOFMEISTER (1858) sah die Entstehung einer Anzahl freier Endospermkerne nach der Befruchtung bei *Heracleum* und konstatierte, dass die Eizelle sich erst teilt, wenn die Endospermbildung weit fortgeschritten ist. Einen Pollenschlauch beim Übergang vom Funikulus zum Mikropylkanal bei *Heracleum sphondylium* hat schon JOCHMANN abgebildet.

Die Entwicklung nach der Befruchtung ist besser untersucht worden. Die Endospermbildung bei *Archangelica officinalis* wurde eingehend von HEGELMAIER (1885) geschildert, und seiner Ansicht nach dürfte sie ebenso wie dort auch bei den übrigen Umbellaten erfolgen. Es bildet sich eine grosse Zahl von freien Endospermkernen, um die herum Zellbildung erfolgt, nachdem sie sich in einem Lager in dem an der Wand des Embryosacks befindlichen Plasma gesammelt haben. Die Entwicklung erfolgte stets schneller auf der Plazentaseite des Embryosacks. Nach der Bildung einiger Zellschichten verlängern sich die innersten Zellen so sehr, dass sie den ganzen Embryosack mit Endospermgewebe anfüllen. In ähnlicher Weise hat TANFANI (l. c.), jedoch nur ganz kurzgefasst, die Endospermbildung bei ein paar anderen Umbellaten geschildert. HEGELMAIER (1878) hat auch die Embryoentwick-

¹ EMZ = Embryosackmutterzelle.

lung bei *Petroselinum sativum*, *Bunium bulbocastanum* und *Erigena bulbosa* beschrieben. Sie ist ziemlich unregelmässig. Zuerst bildet sich ein »Vorkeim« aus, in dessen Zellen oft ausser transversalen auch schräge, und zuweilen sogar longitudinale Wände angelegt werden. Nachdem er eine Länge von 10 bis 15 Zellen erreicht hat, wird von den 3 oder 4 am apikalen Ende befindlichen Zellen der eigentliche Embryo, der »Keim«, angelegt. Der Embryo ist dann gewöhnlich mehr oder weniger gebogen, oft »fast wurmförmig gekrümmt«. Die Teilungen, die eine Zeitlang erfolgen, ohne dass man einen deutlichen Plan erkennt, werden später regelmässiger, sodass alle Unregelmässigkeiten in der Form des Embryos ausgeglichen werden. Bei *Bunium bulbocastanum*, das monokotyl ist, entwickelte sich nur das eine Keimblatt, während das andere rudimentär blieb. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (1893) kommt jedoch beim Studium von Keimpflanzen zu der Überzeugung, dass das einzige Keimblatt bei *Bunium* vielmehr dadurch entstanden ist, dass die zwei normal ausgebildeten an ihren benachbarten Rändern miteinander verschmolzen. Während DOMIN (1908 b) HEGELMAIERS Schilderung für wahrscheinlich hielt, war SARGANT (1904) für die andere Deutung. Diese Frage ist also unentschieden (siehe auch SUESSENGUHT 1921). Das Material, das ich von *Bunium* fixiert habe, enthielt leider nur degenerierte Samenanlagen. Eine kurze Angabe über den Embryo findet sich auch bei TANFANI (1891). Schliesslich beschrieb MEZ (1888) Lage und Aussehen der fertigen Embryonen bei einer grossen Zahl von Umbelliferen.

Während der Entwicklung des Endosperms wird das Integument resorbiert, nur seine äusserste Zellschicht bleibt erhalten und bildet die Samenschale (KAYSER 1891 und 1893, TANFANI 1891). Auf der Rapheseite des Samens ist bei vielen Gattungen mehr Gewebe übrig. VAN WISSELINGH (1918) hat in einer Abhandlung, die hier nicht gesehen worden ist, auch die Samenschale der Umbelliferen behandelt. Im übrigen finden sich in der pflanzenanatomischen und pharmakologischen Literatur zahlreiche Untersuchungen über die Fruchtentwicklung, das fertige Endosperm usw. in verschiedenen Umbellaten (siehe TANFANI 1888 und 1891, MOELLER 1892, BARTSCH 1882, BOCHMANN 1901, VODA 1912, STYGER 1919 u. v. a.). JURICAS Untersuchung bezieht sich hauptsächlich auf *Eryngium yuccifolium* und in geringerem Masse auch auf ein paar andere Arten. Seine Darstellung ist kurz, aber sie ist von einer Anzahl Abbildungen begleitet. Das wichtigste ist, dass aus der EMZ vier Makrosporen entstehen, deren innerste einen normalen Embryosack bildet. Der Nuzellus bestand aus einer Zellschicht »surrounding the megaspore«. Es sind auch einige jüngere Embryonen abgebildet, und die Verwandtschaftsverhältnisse der Familie werden diskutiert.

Das hier untersuchte Material entstammte teils in der Natur wildwachsenden Pflanzen, teils war es dem hiesigen Botanischen Garten und Gewächshäusern entnommen. Ausserdem habe ich fixiertes Material von Herrn Privatdozenten Dr. E. ASPLUND, Upsala, und Herrn Lektor Dr. G. Böös, Gothenburg, erhalten, wofür ich hierdurch meinen besten Dank ausspreche. Mikrotomtechnik kam bei der Arbeit

fast ausschliesslich zur Verwendung. Als Fixiermittel diente meist Zenkers Lösung (10 gr HgCl_2 , 5 gr $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, 2 gr Na_2SO_4 , 10 ccm Eisessig, 200 ccm destilliertes Wasser). Seltener verwendet wurden CARNOYS Alkoholeisessig, FLEMMINGS stärkere Lösung und BOVINS Flüssigkeit (gesättigte Pikrinsäurelösung 15 Teile, käufliches Formol 5 Teile, Eisessig 1 Teil). Die Färbung der Präparate erfolgte mittels HEIDENHAINs Eisenhämatoxylin, wobei nachgefärbt zu werden pflegte, und zwar gewöhnlich mit Lichtgrün, manchmal mit Saffranin oder Kongorot. Beim Studium von jüngst befruchteten Embryosäcken wurde zuweilen FLEMMINGS Dreifärbung verwendet.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. S. MURBECK, für alle Hilfe, alles Wohlwollen und alles Interesse zu danken. Auch Herrn Professor Dr. H. KYLIN, der in mannigfacher Weise meine Arbeit zu erleichtern sich bemüht hat, möchte ich meinen besten Dank aussprechen.

Lund, Botanisches Institut, Februar 1923.

Die Entwicklung der Staubblätter.

Die Staubblätter der Umbelliferen werden in der Regel sehr früh, oft vor den übrigen Teilen der Blüte, angelegt (JOCHMANN 1855, SIELER 1870, GLÜCK 1919); bei *Eryngium* werden sie jedoch nach JURICA (1922) erst nach den Kelch- und Blumenblättern angelegt, was freilich schon lange vorher von SCHUMANN (1890, S. 378) beobachtet worden war.

Die Entwicklung der Staubblätter erfolgte in sehr ähnlicher Weise innerhalb der Familie. Bei *Conium* z. B. war in jeder der vier Ausbuchtungen der jungen Anthere hypodermal eine Platte aus plasmareichen Archesporzellen vorhanden. Diese teilten sich alle periklin, und in der äusseren, so entstandenen Zellschicht fand eine neue perikline Teilung statt. In der hierbei gebildeten äusseren Zellschicht traten dann nur antikline Teilungen ein, und sie bildete sich später als Endothecium aus. Die Zellen der inneren Schicht unterlagen dagegen einer weiteren periklinen Teilung, wodurch die Tapetenzellen nach innen abgesondert wurden, die also hier ihren Ursprung nicht direkt von den Archesporzellen nehmen. Auf der nach dem Inneren der Anthere gewandten Seite des Archespors werden die angrenzenden sterilen Zellen und ihre Kerne grösser als die anderen. Diese Zellen vervollständigen, eventuell nachdem sie sich geteilt haben, das Tapetum rund um das Archespor, das sich inzwischen vergrössert hat. Bei der Teilung der Pollenmutterzellen sind die Zellen der unmittelbar ausserhalb des Tapetums liegenden Schicht bereits zu sehr dünnen Scheiben zusammengedrückt, die bald verschwinden. Die Tapetenzellen sind dagegen gut entwickelt und enthalten einen bis vier oder noch mehr Kerne, die dann gewöhnlich chromatiereich sind. Zahlreiche Kernverschmelzungen wurden in den Tapetenzellen beobachtet. Bei *Astrantia* und vor allem bei *Eryngium* hatten die Tapetenzellen eine bedeutende Grösse. Auch bei anderen konnte eine oder die andere Tapetenzelle gross werden, besonders wenn sie aus irgendeinem Grunde in das Pollenfach zwischen die Pollenmutterzellen zu liegen kam. Der Inhalt der Tapetenzellen wird entleert, ohne dass sich ein Periplasmodium bildet, was für *Anthriscus silvestris* von JUEL (1915, Seite 350) gezeigt worden ist. VODA (1912, S. 34) sagt von *Ferula Narthex*: »Die jugendliche Antherenwand besteht aus drei Zellagen«, nämlich den »Epidermiszellen«, der werdenden »Faserschicht« und schliesslich der »Tapetenschicht«. Die dritte Wandschicht ist jedoch sicher seiner Aufmerksamkeit entgangen.

Überall wo geeignete Entwicklungsstufen gesehen werden konnten, zeigte der Kern der Pollenmutterzellen die für die allotypen Kernteilungen typischen Stadien. Eine Chromosomenreduktion kommt zweifellos vor, aber eine sichere Bestimmung der Chromosomenzahl konnte nicht gemacht werden. Dies scheint bei den Umbelliferen mit Schwierigkeiten verbunden zu sein. PETERSEN (1914) hat allerdings 7 oder 8 Gemini im Diakinesestadium bei *Anthriscus silvestris* gezählt, WINGE (1917) 8 solche bei dieser Pflanze, während nach ihm bei *Aegopodium podagraria* etwa 20 vorhanden sein sollen. Während der Kernteilungen nimmt die Wand der Pollenmutterzelle mehr oder minder an Dicke zu; einige Zeit nachdem die Kernteilungen abgeschlossen sind, kann man deutlich sehen, wie die Wand an einigen Stellen ein Stück weit in das Zytoplasma der Pollenmutterzelle hineingewachsen ist (Fig. 2 a). Sie ist nämlich in den Präparaten deutlich durch Lichtgrün gefärbt. Schwerer zu entscheiden ist, ob die sehr dünnen inneren Teile der neugebildeten Wände zwischen den vier neu entstandenen Pollenzellen ebenfalls durch weiteres Hineinwachsen der Pollenmutterzellwand gebildet worden sind, sodass hier bei den Umbellaten — bei vielen Gattungen wurden völlig ähnliche Bilder beobachtet, der Typus der Pollenzellbildung ist also wahrscheinlich in der ganzen Familie gleichartig — das Zytoplasma der Pollenmutterzelle sich durch »furlowing» und nicht durch Zellplatten teilt. Ich möchte das für wahrscheinlich halten, da unter den Polfäden zwischen den Kernen keine Zellplatten beobachtet wurden und die Scheidewände stets deutlich von Lichtgrün gefärbt wurden. Und dass der hineinwachsende Teil der Wand sehr dünn sein, ja sogar einer Zellplatte gleichen kann, hat FARR (1922 bei *Nelumbo*) gezeigt. »Furlowing» ist eingehend von FARR (1916) bei *Nicotiana* und anderen Dikotylen, von GATES und REES (1921) bei *Lactuca* beschrieben worden und ist nunmehr bei verschiedenen Angiospermen bekannt (siehe FARR 1922 und auch TISCHLER 1921—1922).

Die Pollenkörner sind anfangs isodiametrisch, wachsen aber dann bei den meisten Umbellaten zu einer ellipsoidischen Form aus. Bei *Didiscus pilosus* und *Myrrhis odorata* waren sie von bedeutender Grösse. Ihre Form und Grösse variierte übrigens bei den verschiedenen Gattungen. Bei *Hydrocotyle* blieben sie isodiametrisch. Stärke wurde in ihnen beobachtet. In späteren Stadien erschwert die dicke Wand die Beobachtungen, und sie ist ausserdem Schuld daran, dass der Inhalt der Pollenkörner sehr schlecht zu fixieren war. Der generative Kern ist klein und liegt anfangs am einen Ende des Pollenkorns (Fig. 2 b). Mit voller Deutlichkeit wurden Spermakerne in den Pollenkörnern nicht beobachtet. STRASSBURGER (1884, S. 29) konstatierte jedoch bei *Archangelica officinalis* und anderen, indem er den Inhalt des Pollenkorns auspresste, in diesem einestils zwei sehr kleine Spermakerne, die durch Jodgrün-Eisessig stark färbbar waren, und ausserdem einen beträchtlich grösseren an Inhalt armen Schlauchkern.

Samenentwicklung.

Im folgenden sind die verschiedenen Gattungen nach DRUDE (1897) in Gruppen geordnet. Kleinere Änderungen in der Reihenfolge der verschiedenen Gattungen in einer und derselben Gruppe wurden an einigen Stellen vorgenommen.

Hydrocotyleae—Hydrocotylinae.

Hydrocotyle. Von dieser Gattung wurden 3 Arten untersucht. Wildwachsende *Hydrocotyle vulgaris* L. lieferte das meiste Untersuchungsmaterial, doch ausserdem habe ich Fixierungen von *H. umbellata* L. erhalten sowie von einer Art mit der Benennung *H. von Argentinien*. Den richtigen Namen dieser letzten Art kenne ich nicht, vermutlich ist sie südamerikanisch.

Erst einige Zeit nachdem die Staubblätter und Blumenblätter angelegt sind, erscheinen die beiden Karpiden, zwischen denen eine seichte Vertiefung im Blütenboden sichtbar wird. Von ihrem Boden aus wächst sogleich, noch ehe die Karpiden in die Höhe wachsen, die Scheidewand im Ovarium empor (Fig. 1 *a*). Diese ist dick, und der Platz in jedem der Merikarpe ist sehr gering, sodass er vollständig von den Ovularhöckern ausgefüllt wird, die bald auf beiden Seiten der Scheidewand sichtbar werden (Fig. 1 *b*). Vielleicht ist Raummangel die Ursache dafür, dass sich nur zwei Samenanlagen bilden, während bei anderen Umbelliferen immer deren vier angelegt werden. Die freie obere Fläche der Scheidewand wächst nicht mit dem Dach des Ovariums zusammen, sondern selbst in älteren Blüten besteht offene Verbindung zwischen dem Innern der Merikarpe und dem zwischen den Griffeln liegenden Teile der Blüte (Fig. 1 *c* und *d*). Zweifellos bildet sich die Scheidewand bei *Hydrocotyle* auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Umbelliferen aus den eingewachsenen Seitenteilen der Fruchtblätter.

Die jüngsten beobachteten Samenanlagen waren aus plasmareichen Zellen aufgebaut, und zwei bis drei der hypodermalen waren gross und hatten bedeutende Kerne. Jedoch wurde nur eine einzige als EMZ ausgebildet, indem sie sich bedeutend vergrösserte und ihr Kern in die Prophase der heterotypen Kernteilung eintrat. Bei *Hydrocotyle* ist demnach ein einzelliges Archesper in der Samenanlage vorhanden. Bei den Umbelliferen, insbesondere bei denen mit zahlreichen EMZ, kann man oft

eine Zelle erst dann als Archesporelle unterscheiden, wenn ihr Kern in Synapsis ist. Die junge Samenanlage ist kurz und dick, ihre Achse ist beim Auswachsen horizontal gerichtet. Das Integument wird angelegt, indem die Epidermiszellen nach vorausgegangener Vergrößerung eine perikline Teilung längs einer ringförmigen Zone erleiden, aber ausserdem erfolgen auch Teilungen in den subepidermalen Zellen. Der basale Teil des Ovularhöckers erscheint nach einer Längsstreckung als Funikulus, und während die Insertionsstelle der Samenanlage infolge des Wachstums des Ovariums höher hinauf verlegt wird, erfolgt gleichzeitig die Umbiegung der Samenanlage.

Während das Integument auswächst, unterliegt der Nuzellus einer Streckung. Nach deren Abschluss nimmt die EMZ, die in ihrem oberen Teile breiter ist, den



Fig. 1. *a u. b* *Hydrocotyle vulgaris*. Junge Blütenknospen. $\times 80$. *c* *H. umbellata*. Ovarium, wenn die Samenanlagen Makrosporen enthalten. $\times 80$. *d* *H. vulgaris*. Oberer Teil des Merikarps zur Zeit der Befruchtung. $\times 80$. *e* *H. von Argentinien*. Oberer Teil einer jungen Frucht, eine Samenanlage ausserhalb des Ovariums. $\times 45$. *f_I—f_{III}* *Didiscus coeruleus*. Drei Schnitte durch eine junge Blütenknospe. $\times 65$. *g* *D. coeruleus*. Samenanlage zur Zeit der Befruchtung. $\times 45$.

grössten Teil des Nuzellus ein (Fig. 2 *c*). Sterile Zellen sind immer zwischen dem unteren Teil der EMZ und der Epidermis eingeschoben. Ebenso wie bei allen anderen untersuchten Umbelliferen ist die Archesporelle direkt, d. h. ohne Ab-scheidung einer Deckzelle, in eine EMZ übergegangen. Bei deren Teilung bilden sich wie bei fast allen anderen untersuchten Gattungen vier durch Zellwände von einander getrennte Makrosporen. Anfangs sind sie alle ungefähr gleich gross, aber gewöhnlich degenerieren die beiden obersten bald und danach die dritte, während die chalazale dagegen an Länge und Breite zunimmt und ihr Kern sich ebenfalls vergrössert. Zu diesem Zeitpunkt sind die Epidermiszellen an der Spitze des Nuzellus grösser geworden, und das Integument hat einen sehr engen Mikropylkanal gebildet.

Bei dem einkernigen Embryosack liegt der Kern unterhalb der Mitte der Zelle, während an deren Peripherie Vakuolen auftreten, die wachsen und zusammenfliessen. Die um den Embryosack herum liegenden Zellen degenerieren, und nachdem jener zweikernig geworden ist, degenerieren auch die Epidermiszellen des Nuzellus. Einige Zeit später verschwinden auch die Zellen an der Spitze des Nuzellus. Der vierkernige Embryosack, dessen beide unteren Kerne in ungefähr gleicher Höhe ein wenig oberhalb des unteren Endes liegen, wächst erheblich im selben Masse, wie sich der von dem Integument gebildete Raum erweitert. Er grenzt, wenn er älter ist, ausser in seinem alleruntersten Teile rings herum an das Integument. Die Samenanlagen sind also tenuinuzellat (leptosporangiat). Nach den letzten Kernteilungen liegen die vier Kerne in den betreffenden Enden des Embryosacks dicht beieinander.

Das Zellager des Integumentes, das den kleinen Embryosack zunächst umgibt und das bei den Umbelliferen mehr oder weniger deutlich als eine Mantelschicht (bezüglich dieser Terminologie siehe ASPLUND 1920) ausgebildet ist, hat bei *Hydrocotyle* nur in geringem Mass die Eigenschaften, die ein solches auszuzeichnen pflegen. Die Zellen sind nicht plasmareich und sind nicht radial verlängert, sondern haben vielmehr ihre grösste Ausdehnung in tangentialer Richtung, was darauf hindeutet, dass Teilungen selten vorkommen (Fig. 2 d). In älteren Embryosäcken zur Zeit unmittelbar vor der Befruchtung ist dagegen die Mantelschicht deutlicher. Die Zellen sind da wesentlich grösser als die aussen liegenden Integumentzellen und buchten sich oft mehr oder minder in den Embryosack hinein. Sie sind da nach wie vor arm an Zytoplasma, aber ihr Kern ist deutlich und ziemlich gross. Es kommt zuweilen vor, besonders bei *H. von Argentinien*, dass die dünnen Radialwände in einer Anzahl aneinandergrenzender Mantelschichtzellen sich von der Innenwand lösen, wodurch sich die zusammenhängenden Aussenwände weit in den Embryosack hineinbuchen und die Zellkerne ebenfalls in demselben liegen. Ob dies bei der Fixierung oder Weiterbehandlung des fixierten Materials eingetroffen und also ein Artefakt ist, oder ob es im Leben geschehen war, liess sich nicht entscheiden.

In der Chalazaregion des Embryosacks bleiben immer einige Nuzelluszellen zurück. Wenn der Embryosack neu gebildet ist, kann eine oder die andere zusammengepresste Nuzelluszelle noch bei dessen Mitte persistieren, sie verschwindet aber bald. Die drei Antipoden können oft nur dann deutlich unterschieden werden, wenn der Embryosack jung ist. Sie sind wie bei vielen anderen Umbelliferen in einem Dreieck angeordnet (Fig. 2 d). Der chalazale ist am grössten, langgestreckt und aus dem in die Chalaza hinabragenden Teil des Embryosacks herausgeschnitten. Die beiden anderen sind isodiametrisch und liegen weiter oben in gleicher Höhe. Der Kern der Antipoden unterliegt keiner Teilung. Bei *Hydrocotyle* sind die Antipoden mehr ephemere als bei den meisten Umbellaten. Bereits recht lange vor der Anthese sind ihre Kerne stark chromophil, sodass sie in den Präparaten als kohlschwarze Klümpchen sichtbar werden, während dagegen ihr Zytoplasma verschwunden und ihre Grenzen undeutlich geworden sind. Einige Male waren die Antipoden bei

H. von Argentinien vergrössert, hatten eine am Ende belegene Vakuole, und ihr Zytoplasma war um den Kern herum versammelt. Auf gleiche Weise können die Antipoden bei verschiedenen anderen Pflanzen, wo sie normalerweise klein sind, in einem oder dem anderen Embryosack ungewöhnliche Grösse erreichen, z. B. bei *Schizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON 1921), *Lysimachia vulgaris* und *ephemerum* (DAHLGREN 1916). Die Polkerne verschmelzen früh miteinander bei *Hydrocotyle*. Präparate, bei denen sie in Kontakt waren, wurden nicht angetroffen, während sie sonst innerhalb dieser Familie leicht zu erhalten sind. Vor der Anthese liegt der Zentralern dicht am Eiapparat. Neu entstanden sind die Synergiden isodiametrisch und von Plasma erfüllt. Völlig ausgebildet bestehen sie aus einem oberen konischen, spitzen, mit Plasma gefüllten Teil, wo das Zytoplasma, wenn die Zellen alt sind, ziemlich chromophil und von faseriger Struktur ist, sowie aus einem unteren weiteren Teil mit einer grossen Vakuole. Ein Fadenapparat, der Zellulosereaktion gibt, ist nicht vorhanden. Die Eizelle ist breit und ein wenig unterhalb der Synergiden inseriert.

Bei *Hydrocotyle umbellata* degenerierten oft die Makrosporen, ohne dass der Embryosack sich entwickelte. Die Eizelle war hier in den untersuchten Präparaten ungewöhnlich klein und arm an Plasma. Ein anomaler Embryosack mit nur einem Polkern wurde angetroffen, bei dem der chalazale Antipode hypertrophiert war, während die beiden anderen normale Grösse besaßen. Bei *H. von Argentinien* befand sich in einem Embryosack, dessen Eiapparat degeneriert war, ein Komplex von grossen Zellen. Vielleicht sind dies sterile Zellen, die von dem Integument her stammen und in den Embryosack hineingekommen und vergrössert worden sind. In einer jungen Frucht dieser Pflanze, deren einer Merikarp normal ausgebildet war und eine normale Samenanlage besass, war der andere Merikarp hingegen missgestaltet (Fig. 1 e). Der Griffel war hier abortiert, und statt dessen befand sich neben dem anderen Griffel eine Samenanlage von normalem Aussehen, die einen Embryosack enthielt, der jedoch degeneriert war. Es verhielt sich nicht so, dass die normale Samenanlage sich in die Blüte hinauf verschoben hatte, denn in dem entsprechenden Fruchtknotenfach war eine Samenanlage vorhanden, die allerdings ganz ohne Embryosack und steril war.

Die Epidermiszellen am Scheitel der Griffel sind in ihrem äusseren Teil als kleine Narbenpapillen ausgebildet, was sonst bei den Umbelliferen nicht der Fall zu sein pflegt. Im oberen Teil des Griffels sind die Zellen reich an Plasma und verlängert, aber weiter unten besteht das leitende Gewebe für den Pollenschlauch aus einem Strang von Zellen, der nur einen Teil des Griffelquerschnitts einnimmt und näher zu der Innenseite des Griffels liegt. Die Zellen sind sehr plasmareich und verlängern sich in dem basalen Teil der Griffel. Interzellularräume sind nicht vorhanden. Grosse Flächen des unteren Teiles des Stylopodiums sowie die obere Oberfläche der Scheidewand im Ovarium sind mit Zellen bedeckt, die palissadenartig gestreckt und reich an Plasma sind. Der kurze Funikulus, der schräg nach unten gerichtet ist, ist in seinem proximalen Teil mit ähnlichen Zellen bekleidet, die hier

jedoch länger sind und sich von einander isolieren, sodass sie wie kurze Härchen aussehen (Fig. 1 *d*). Oberhalb der Mikropyle ist die Funikulusepidermis am kräftigsten ausgebildet. Die Zellen sind zu Härchen, oft zweizelligen, ausgewachsen, und die untersten liegen quer über der Mikropyle. Direkt bei der Befruchtung wurden die Wände der Härchen dicker. Diese haarähnlichen Zellen sind mehr oder minder mit Stärke gefüllt (Fig. 2 *e*), die auch in den unter der Epidermis liegenden Zellschichten vorhanden ist, wie übrigens auch an vielen anderen Stellen des Ovariums. Nach der Befruchtung kann man beobachten, wie die Stärke nach und nach von den Härchen verschwindet. Wenn sich eine grössere Zahl von Endospermkernen

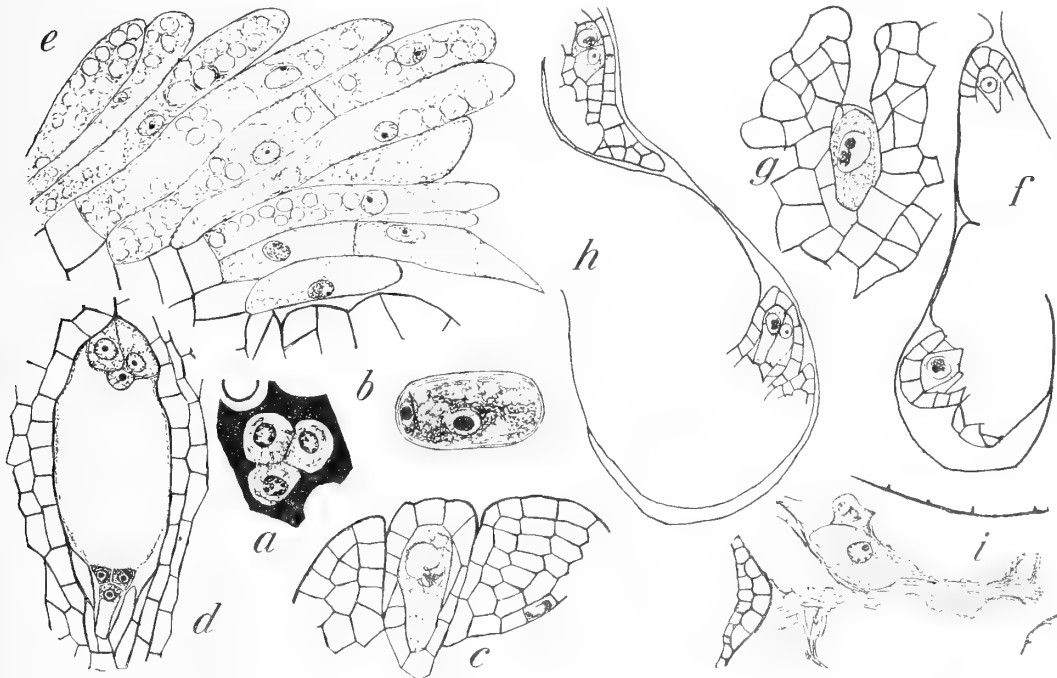


Fig. 2. *a* *Ammi majus*. Neu geteilte Pollenmutterzelle. $\times 700$. *b* *Scandix macrorrhyncha*. Zweizelliges Pollenkorn. $\times 700$. *c* *Hydrocotyle umbellata*. Samenanlage mit aufwachsendem Integument. $\times 500$. *d* *H. von Argentinien*. Junger Embryosack. $\times 500$. *e* *H. vulgaris*. Stärkehaltiger Obturator. *f-g* *Didiscus pilosus*. *f* Merikarp mit jungen Samenanlagen. $\times 300$. *g* Rudimentäre Samenanlage mit umgebendem Stylopodiengewebe. $\times 500$. *h-i* *D. coeruleus*. *h* Merikarp mit Samenanlagen. $\times 225$. *i* Rudimentäre Samenanlage, älter. $\times 500$.

gebildet hatte, waren die der Mikropyle am nächsten gelegenen Härchen geleert. Ihre Kerne waren jedoch noch deutlich erkennbar. Am stärksten ausgebildet war der Funikulus bei *H. vulgaris*, am schwächsten bei *H. von Argentinien*, wo er horizontal ist und die Härchen weniger entwickelt sind.

CAMMERLOHER (1910, Seite 298) scheint der erste gewesen zu sein, der diese Ausbildung der Funikulusepidermis bei *Hydrocotyle* beschrieben hat. Dieselbe scheint jedoch bei der von ihm abgebildeten *H. repanda* nicht so stark entwickelt zu sein wie bei *H. vulgaris*. CAMMERLOHER meint, das Gebilde habe grosse Ähnlichkeit mit dem Obturator der Euphorbiaceen und habe wie dieser die Aufgabe, den Pollen-

schlauch nach dem Embryosack zu leiten. Der Obturator der Euphorbiaceen sitzt jedoch auf der Fruchtwand, während bei den Araliaceen der Funikulus, wie aus den Darstellungen von DUCAMP (1902) und PRIGOTT (1915) hervorgeht, ähnlich ausgebildet sein kann wie bei *Hydrocotyle*. Zweifellos wächst der Pollenschlauch zwischen den Härchen zu der Mikropyle — allerdings ist er bei *H. vulgaris* so schmal und so schwach färbbar, dass er hier nur schwer zu sehen ist — und deshalb kann man dieses Gebilde — wenn man nämlich an seine Funktion denkt — als Obturator bezeichnen. Was die Bedeutung der grossen Stärkemengen in den Härchen betrifft, liegt die Annahme nahe, dass sie zum Teil in Zucker verwandelt werden, der als chemotaktisches Reizmittel und zur Nahrung für den Pollenschlauch dient. Jedoch ist die Menge der in den voluminösen Härchen angelagerten Stärke so gross, dass man zunächst an ein Speichergewebe denkt, und übrigens ist eine Abnahme der Stärkemenge erst dann deutlich zu beobachten, wenn der Pollenschlauch schon längst in den Embryosack hineingewachsen ist. Dieselbe Ursache, die die Anlagerung von Stärke in den anderen Zellen des Funikulus und in der Fruchtwand zur Folge hat, bringt es auch mit sich, dass sich solche in den Härchen ansammelt, und sie hat dort die gleiche Funktion: die Stärke wird aufgelöst, um dem Embryosack zugutezukommen. Einige Zeit nach der Befruchtung während der lebhaften Endosperm-bildung nimmt er rasch an Grösse zu, die Zytoplasmamenge vergrössert sich ebenfalls sehr, und eine schnelle Nahrungszufuhr ist dabei notwendig.

Ungefähr dann, wenn sich der Embryosack in dem Zweikernstadium befindet, fängt der Fruchtknoten an, bedeutend rascher zu wachsen als die Samenanlage, und bald nimmt diese nur noch den oberen Teil des Fruchtknotenfachs ein. Der Mikropylkanal ist äusserst eng und fast gerade. Es war nicht möglich, den Pollenschlauch darin sicher zu sehen. Nach der Befruchtung ist die eine Synergide stets zerstört. Die Eizelle teilt sich spät, erst nachdem der Embryosack mit Endosperm-gewebe ausgefüllt ist. Ein Stadium der Embryoentwicklung wurde beobachtet, bei dem der Embryo die Form einer Zellenreihe hatte, in welcher die apikale Zelle sowie noch eine oder die andere durch eine senkrechte Wand geteilt war. Wenn eine grössere Embryokugel gebildet war, waren mehrere, aber nicht alle, Suspensorzellen durch schräge oder vertikale Wände geteilt. Der Zentralkern teilt sich früh. Die Endosperm-bildung verläuft in gleicher Weise wie bei den übrigen untersuchten Umbelliferen. Wenn die Endospermzellen in die zentrale Vakuole des Embryosacks hineinwuchsen und sie ausfüllten, waren verschiedene Zellschichten gebildet worden; mehrere von diesen verlängerten sich, wenn auch nicht gerade bedeutend, und wurden plasmaarm. Das fertige Endosperm besteht aus grossen polyedrischen, mit Reservestoffen von der bei den Umbelliferen allgemein vorkommenden Art gefüllten Zellen. In der Chalaza bildet sich nach der Befruchtung ein Strang aus kleinen Zellen, von denen einige langgestreckt sind; er erstreckt sich bis zum Endpunkt des Gefässstranges hinunter, der sich ziemlich nahe an dem unteren Teil des Embryosacks befindet; auf diese Weise entsteht eine zusammenhängende Leitungsbahn für die Nahrung nach dem Embryosack hinauf.

Didiscus. Untersucht wurden *Didiscus pilosus* (SM.) DOM. und *D. coeruleus* DC., die im hiesigen Botanischen Garten ausgesät waren. Die beiden Arten zeigten Verschiedenheiten in ihrer Entwicklungsgeschichte.

Die Entwicklung des Ovariums erfolgte nicht wie bei *Hydrocotyle*, sondern auf gleiche Weise wie bei den übrigen Umbelliferen: eine tiefere Versenkung bildet sich hier im Blütenboden, die Scheidewand wächst nicht so rasch empor, und alle vier Karpidspitzen entwickelten Samenanlagen (Fig. 1 f). Am Anfang hatten sie alle gleiches Aussehen. Bei *D. pilosus* haben die rudimentären Samenanlagen in der höchsten Stufe ihrer Entwicklung einen Nuzellus, der eine EMZ enthält; das Integument ist jedoch nur ein kurzes Stück ausgewachsen. Sie wachsen gerade in die Höhe (Fig. 2 f), und die abortierte Samenanlage im Merikarp liegt bald so fest eingeklemmt in dessen obersten Teil, dass die Grenze zwischen seinem Gewebe und der Fruchtwand sich nicht erkennen lässt (Fig. 2 g). Die plasmareiche EMZ mit ihrem Kern, der gewöhnlich in Synapsis ist, ist jedoch eine Zeitlang deutlich. Wenn die fertilen Samenanlagen eine alte EMZ enthalten, dann sind die rudimentären in der Regel schon eingetrocknet, bleiben aber dennoch lange sichtbar. Die hängende Samenanlage im Fruchtfach des *D. pilosus* wächst bei ihrer ersten Anlage nach aussen und schräg abwärts. Frühzeitig wird der Nuzellus von dem kurzen Funikulus abgesetzt, und das Integument wächst aus (Fig. 2 f). Der Funikulus entwickelt sich bald sehr kräftig vorn an der Grenze zum Nuzellus. Obgleich einige Zellen in der subepidermalen Zellschicht durch ihre Grösse ausgezeichnet sind, bildet sich doch immer nur eine von ihnen zur EMZ aus, die nach abgeschlossener Ausbildung lang und plasmareich ist. Sterile Zellen befinden sich zwischen dem schwächeren Teil der EMZ und der Nuzellusepidermis. Der Nuzellus ist schmal, und die Samenanlage wird frühzeitig umgebogen.

Bei *D. coeruleus* ist die aufsteigende Samenanlage besser entwickelt als bei *D. pilosus*, und sie trocknet hier nicht so schnell ein. Sie liegt in dem oberen Teil des Fruchtknotens zwischen der Fruchtwand, der Scheidewand im Ovarium und dem Funikulus der hängenden Samenanlage. Das Integument wächst meist auf der unteren Seite der Samenanlage heraus, wo mehr Platz vorhanden ist (Fig. 2 h), es kann aber niemals um den Nuzellus herumwachsen. Unter dessen Epidermis kann man einige plasmareiche sporogene Zellen unterscheiden, von denen eine oder zwei das Synapsisstadium des Kerns erreichen. Das sterile Gewebe der Samenanlage trocknet oft alsdann ein, indem die Zellen leer werden und zusammensinken. Infolgedessen erhält die Samenanlage dann eine freiere Lage, liegt also nicht in Berührung mit der Fruchtwand. Die sporogenen Zellen zeigen ebenso wie bei *D. pilosus* grössere Lebensdauer und behalten ihren Platz auf jenen vertrockneten Teilen (Fig. 2 i). Es ist unsicher, ob eine der EMZ in der rudimentären Samenanlage eine Teilung durchmachen kann. Die fertile Samenanlage zeichnet sich dadurch aus, dass sich in ihrem Nuzellus immer zwei EMZ befinden, die lang und schmal sind (Fig. 2 h). In einer Samenanlage hatte der Nuzellus einen abweichenden Bau, indem die eine EMZ, deren Kern in Synapsis war, nicht neben der anderen im

eigentlichen Scheitel des Nuzellus, sondern weiter unten lag und sich über ihr eine grosse sterile Zelle befand. Es ist nicht recht wahrscheinlich, dass die ursprüngliche Archesporzelle hier eine Deckzelle abgesondert hat, sondern sie ist wohl nur von ihrem anfänglichen Platz verdrängt worden.

Die Samenanlage nimmt in demselben Masse wie das Fruchtfach an Grösse zu, sodass dieses von ihr ausgefüllt bleibt. In der innersten Integumentschicht erfolgen die Zellteilungen so rasch, dass die Zellen in radialer Richtung gestreckt erscheinen, und da sie gleichzeitig reich an Plasma sind, erhält diese Zellschicht den Charakter einer Mantelschicht. Bei *D. pilosus* bilden sich durch die Teilung der EMZ vier plasmareiche Makrosporen, von denen die chalazale die grösste ist. Der Nuzellus ist hier mit dem aufgewachsenen Integument ringsherum sehr fest verbunden. In dem Masse, wie sich der von dem Integument eingeschlossene Raum erweitert, nehmen die Epidermiszellen in dem oberen Teil des Nuzellus unerhört an Grösse zu (Fig. 3 a) und sind bald äusserst arm an Plasma. Die beiden obersten Makrosporen verschwinden rasch, und nach einiger Zeit sind von allen drei oberen Sporen nur wenige chromophile Reste übrig. Die chalazale Makrospore dagegen nimmt an Länge und Breite zu. Nachdem ihr Kern sich geteilt hat, kann man beobachten, wie eine Anzahl der ringsherum liegenden Nuzelluszellen verdrängt werden. Einige der um das Chalazaende des Embryosackes herum befindlichen Zellen machen gleichzeitig gewisse Umwandlungen durch (Fig. 3 b), indem sich die chromatische Substanz ihrer Kerne vermehrt und wie grosse Klumpen daliegt; und auch im Zytoplasma tritt chromatische Substanz auf.

Der Embryosack wächst an Grösse, und im Vierkernstadium wächst er nach oben zur Mikropyle (Fig. 3 c), wo sich sein oberes Ende dicht an ihre innere Mündung legt. Die Epidermiszellen sind sehr gestreckt, und ihre Wände sind an mehreren Stellen undeutlich, ihre Kerne aber sind gut sichtbar und liegen rings um den Embryosack zerstreut. Die Zerstörung des Nuzellus geschieht also nur in geringerem Masse durch den Embryosack, vielmehr wurde er wahrscheinlich zerrissen, als er versuchte, sich ebensowohl zu strecken wie der Integumentraum sich erweiterte. Der wachsende Embryosack hat sich zwischen die Zellen auf der einen Seite gedrängt, und in einem Präparat fand sich eine plasmareiche Zelle mit zwei deutlichen Kernen an der Seite des Embryosackes; diese Zelle war wahrscheinlich eine der oberen Makrosporen, die persistierte. Unter fortgesetzter Streckung des vierkernigen Embryosackes teilen sich dessen Kerne; diese Teilung wurde in einem Präparat beobachtet, in dem jedoch der Embryosack auf mehrere Schnitte verteilt war, sodass er nicht mit Vorteil abgezeichnet werden konnte. Am Chalazaende lag die eine Kernspindel quer über den schmalen abwärts verlaufenden Teil des Embryosackes, aus dieser entstanden die beiden chalazalen Antipoden, die andere lag weiter oben und bildete einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Embryosackes. An dessen Mikropylende lag auch eine Kernspindel in der Horizontalebene, aber rechtwinklig zu der entsprechenden am unteren Ende, die andere lag

unterhalb und schräg. Die erstere verursachte sicher die Entstehung der Synergidenkerne, die letztere die des Eikerns und des oberen Polkerns.

Der fertige Embryosack ist bei *D. pilosus* lang und schmal, er ist schwach gekrümmt mit der konvexen Seite nach der Raphe zu. Die Mantelschicht ist jetzt wenig entwickelt. In der Chalaza findet man den persistierenden basalen Teil des Nuzellus ziemlich unverändert. Die um den Embryosack herum und in ihm verbleibenden Teile des Nuzellus, die anfangs bedeutend waren, werden später weniger deutlich. Dies kommt teils daher, dass der Embryosack wesentlich an Länge zunimmt, sodass er im Vergleich zum Nuzellus jetzt viel grösser erscheint als vorher, teils aber auch daher, dass die zurückbleibenden Reste des Nuzellus sich allmählich teilweise auflösen. Die Polkerne wurden oft in Kontakt im Embryosack angetroffen, aber vor der Befruchtung liegt der Zentralkern dicht beim Eiapparat. Die Antipoden scheinen mitunter merkwürdig zu sein. Leider war das zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial für ein näheres Studium derselben unzureichend. Am Anfang sind drei einkernige vorhanden: zwei nach unten hin schmalere, langgestreckte Antipoden lagen nebeneinander, ein breiterer darüber. In einer Reihe von Embryosäcken waren sie jedoch wesentlich vergrössert, und der Antipodialapparat war von einer deutlichen, mittels Lichtgrün färbbaren Wand umgeben (Fig. 3 d). Wie diese Wand entstanden ist, ist ungewiss. Auf der Oberseite des Antipodialapparates wird sie erst später sichtbar und dürfte daselbst von den Antipoden abgetrennt worden sein, im übrigen aber scheint sie ein Teil der erhalten gebliebenen Makrosporenwand zu sein. Die Kerne unterlagen oft Teilungen, und eine regelrechte Kernspindel wurde dabei in einem Antipoden beobachtet. Auch die Zahl der Antipoden nahm oft zu, aber die Beobachtungen wurden dadurch erschwert, dass verschiedentliche persistierende Nuzelluszellen in der Chalazagegend vorhanden waren, die oft nicht von Antipoden unterschieden werden konnten. Schon in einem neugebildeten Embryosack, in dem die Polkerne noch auf ihren ursprünglichen Plätzen lagen, war ein Komplex von ungefähr zwölf dicht beieinanderliegenden Antipoden vorhanden. Die in Fig. 3 e_{II} abgebildete Reihe von plasmareichen Zellen mit grossen Kernen ist wahrscheinlich ein Antipodialapparat, der in den Embryosack hinaufgewachsen und durch Teilung einer Antipodenzelle entstanden ist.

Das oben Gesagte galt für *D. pilosus*. Über die Entwicklung des Embryosacks bei *D. coeruleus* ist Klarheit schwerer zu erlangen, weil hier gewisse Unregelmässigkeiten hinzukommen. Die beiden EMZ nehmen, trotzdem sie lang sind, nur den oberen Teil des langen, schmalen Nuzellus ein. Gewöhnlich teilen sich beide EMZ, aber die Teilung erfolgt nicht gleichzeitig. Die vier Dyadenzellen teilen sich im allgemeinen wohl ebenfalls, aber zuweilen kann eine solche ungeteilt bleiben, oder der Kern teilt sich, ohne dass jedoch eine Zellteilung folgt, was die Entstehung zweikerniger Zellen verursacht. Auch die beiden Dyadenzellen, die aus einer und derselben EMZ entstanden sind, teilen sich nicht gleichzeitig. Es ist oft unmöglich, die Makrosporen von den darunterliegenden sterilen Nuzelluszellen zu unterscheiden. Der innere Teil des langen Nuzellus wird von einem Strang plasma-

reicher Zellen gebildet, von denen nur die oberen Makrosporen sind, deren Zahl sich allerdings nicht angeben lässt (Fig. 3 *f*). Die obersten derselben sind gewöhnlich am kleinsten, zuweilen waren aber gerade sie am grössten. In zwei oder drei der erwähnten Zellen ist der Kern gewöhnlich gross, sodass sie einkernige Embryosäcke zu sein scheinen; andere unter diesen Zellen waren dagegen sehr klein.

Dieses Stadium in der Entwicklung der Samenanlage wurde häufig und in Fruchtknoten verschiedener Grösse angetroffen, weshalb es von langer Dauer sein

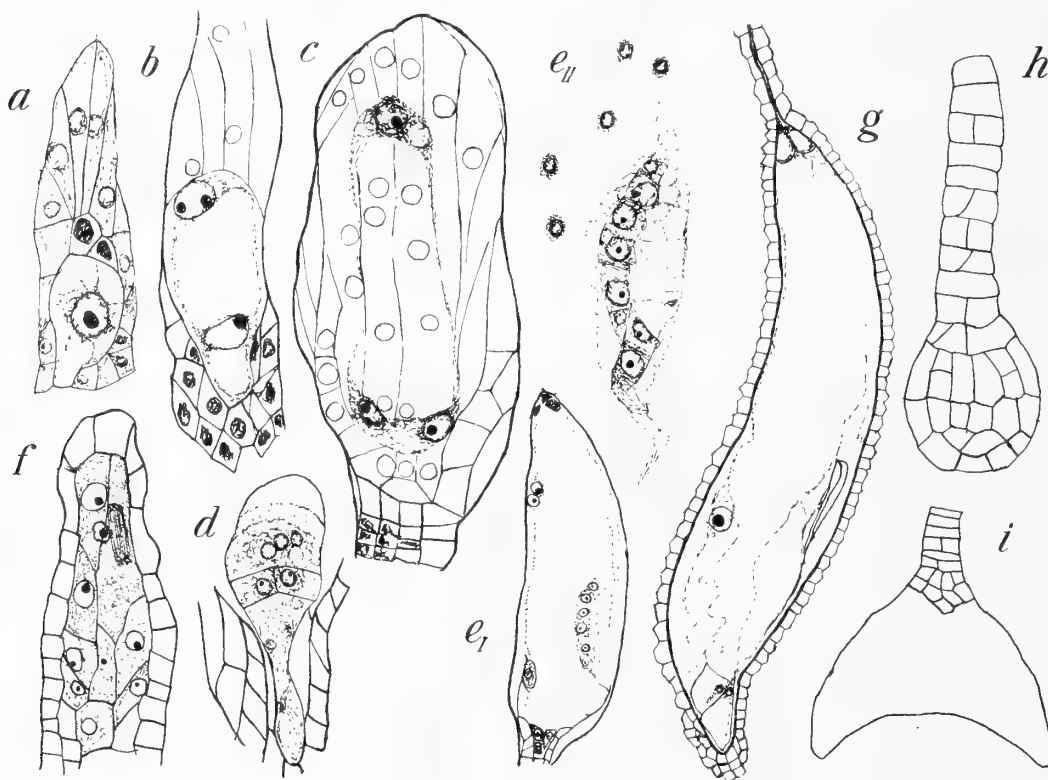


Fig. 3. *a-e* *Didiscus pilosus*. *a* Nuzellus mit einkernigem Embryosack. $\times 500$. *b* Zweikerniger Embryosack. $\times 500$. *c* Vierkerniger Embryosack, der Nuzellus ist desintegriert. $\times 500$. *d* Antipoden. $\times 500$. *e_I* Embryosack. Kombiniert aus 3 Schnitten. Eiapparat degeneriert; im chalazalen Teil persistierende Makrospore; Antipodialapparat? und persistierender Nuzellusteil mit zwei Antipoden? $\times 225$. *e_{II}* Derselbe Antipodialapparat; einige persistierende Nuzelluszellkerne. $\times 500$. *f-g* *D. coeruleus*. *f* Nuzellus. $\times 500$. *g* Embryosack. Teile des Nuzellus bleiben erhalten. $\times 225$. *h-i* *D. pilosus*. *h* Embryo. Dermatogen abgesondert, Suspensor früh von Embryokugel abgegrenzt. $\times 300$. *i* Älterer Embryo; die Keimblätter wachsen aus. $\times 225$.

dürfte. Darauf weitet sich rasch der vom Integument eingeschlossene Hohlraum, und wie bei *D. pilosus* vergrössern sich die Epidermiszellen, doch in geringerer Masse; die Zellen im Nuzellusscheitel bleiben dabei ziemlich klein, während sich die an den Seiten des Nuzellus befindlichen stark erweitern. Ihre Radialwände lösen sich teilweise auf, und in dem ganzen Hohlraum liegen zahlreiche Reste des Nuzellus zerstreut. Ein Unterschied gegenüber der vorhergehenden Pflanze ist auch

der, dass hier die Erweiterung wahrscheinlich ganz plötzlich und nicht allmählich erfolgt. Bei normaler Entwicklung wächst in ähnlicher Weise wie bei der vorhergehenden Art eine chalazale Makrospore zum Embryosack aus. Sehr oft desintegrierte jedoch der Nuzellus in der angegebenen Weise, aber es entwickelte sich kein Embryosack, sondern sämtliche plasmareichen Zellen blieben als ein Strang degenerierender Zellen in der Mitte des Integumenthohlraumes. Erfolgte die Entwicklung normal, dann persistierten zuweilen Makrosporen zur Seite des jungen Embryosacks. Der fertige Embryosack war lang, schmal und schwach S-förmig gebogen (Fig. 3 g). Bei der Anthese waren nur wenige Reste des Nuzellus übrig. Die Antipoden waren arm an Plasma und gewöhnlich einkernig. Manchmal wurden jedoch zweikernige beobachtet. Eine Tendenz zur Vergrößerung des Antipodialapparates war nicht zu bemerken. Es vergeht lange Zeit, bevor der Zentralkern in Kontakt mit dem Eiapparat liegt. Die Mantelschicht ist schwach entwickelt. In zahlreichen Samenanlagen degenerierte der Embryosack.

Die Samenanlagen erfüllen bei *Didiscus* den ganzen Merikarp bis ganz kurz vor der Befruchtung, wo dieser schneller wächst als jene. Bei *D. coeruleus* waren die Epidermiszellen der Samenanlage gross und mit rotgelbem Öl von derselben Art gefüllt, wie es in der Ovarialwand vorkam. Im oberen Teile der Samenanlage waren bei *D. pilosus* mehrere Integumentzellen stark vergrössert und hatten dicke gelbbraune Wände. Bei beiden war die Samenanlage am stärksten auf der Raphe-seite entwickelt, besonders in ihrem oberen Teil (Fig. 1 g). Der Mikropylekanal war lang und eng, oft gerade, manchmal gebogen. Bei *D. pilosus* war der Pollenschlauch leicht zu entdecken, da er grob und ziemlich stark färbbar war sowie eine von Lichtgrün färbbare Wand besass. Er wurde zwischen den langen plasmareichen Zellen in den Griffeln beobachtet, zwischen den plasmareichen Zellen, wo Scheidewand, Samenstränge und das Dach des Ovariums zusammenstossen, ausserdem auf dem Funikulus. Wie bei *Hydrocotyle* sind bei *D. pilosus* die Epidermiszellen unmittelbar oberhalb der Mikropyle als Härchen ausgebildet, in denen sich jedoch niemals Stärke vorfand. Zwischen ihnen war zuweilen der Pollenschlauch sichtbar. Bei *D. coeruleus* sind die plasmareichen Zellen, die die Epidermis auf dem Funikulus bilden, umso länger, je näher sie der Mikropyle sind, doch erreichten sie auch im ältesten untersuchten Fruchtknoten nicht dieselbe Entwicklungsstufe wie bei *D. pilosus*, sondern können nur als Papillen bezeichnet werden (Fig. 1 g).

Bei *D. pilosus* wurden Stadien nach der Befruchtung beobachtet. Bei der zweiten Kernteilung im Endosperm waren die Chromosomen in der weiter unten im Embryosack belegenen Kernspindel auseinandergerückt, während sich der obere Kern in Metaphase befand. Die Zahl der Endospermkerne wächst rasch. In dem fertiggebildeten Endospermgewebe füllt sich die periphere Zellschicht später mit Reservestoffen als der übrige Teil des Endosperms. Die wenigen untersuchten Embryonen waren regelmässig und hatten einen ziemlich langen Suspensor, der aus einer Zellenreihe besteht, in der einige Zellen durch eine senkrechte Wand geteilt sind (Fig. 3 h u. i). Die Endospermzellen um den Embryo sind desintegriert, und

in älteren Stadien erstreckte sich der Suspensor nicht bis zur äusseren Grenze des Endosperms, sondern war dort verdrängt worden.

Bei *D. coeruleus* fanden sich sog. ♂-Blüten, und in diesen, die ein rudimentäres Ovarium hatten, gab es in jüngeren Stadien abortierte Samenanlagen, deren Aussehen an das rudimentärer Samenanlagen in normaler Blüten erinnerte: die EMZ und die Makrosporen waren plasmareich und gesund, das sterile Gewebe dagegen war eingetrocknet. In den zwitterigen Blüten war der eine Merikarp oft kleiner und enthielt eine solche abortierte Samenanlage, die jedoch von bedeutenderer Grösse war, in anderen Fällen enthielt er eine normal ausgebildete Samenanlage, die aber dann in allen Teilen kleiner war als die in dem grösseren Merikarp.

Mulineae—Bowlesiinae.

Drusa. Einige Fixierungen von *Drusa oppositifolia* DC. aus dem Botanischen Garten zu Upsala standen zur Verfügung. Die Exemplare, denen das Material entnommen war, setzten laut gefälliger Mitteilung des Herrn Privatdozenten ERIK ASPLUND jedes Jahr reichlich Frucht an. Bei dieser Pflanze zeigte die Entwicklung einige Eigentümlichkeiten, zu deren vollständiger Klarlegung das Material jedoch nicht ausreichte.

In den Samenanlagen entwickelt sich ein vielzelliges Archespor, von dem sich gewöhnlich 9 bis 11 Zellen zu grossen EMZ entwickeln. Der Nuzellus hat, wenn er älter ist, eine ansehnliche Grösse (Fig. 4 a), seine Epidermis wird von tangential abgeplatteten Zellen gebildet. Unter der Epidermis liegen in der Figur drei grosse EMZ, deren Kern sich im Pachynema-Stadium befindet, doch scheinen die Chromatinfäden längsgespalten zu sein. In angrenzenden Schnitten fanden sich mehrere solche Zellen. Die EMZ erstrecken sich nicht bis zur Basis des Nuzellus hinunter. Eine oder einige der peripherischen sind jedoch lang. Unter den EMZ liegt stets ein Komplex zahlreicher kleinerer Archesporzellen (zuweilen wurden 30 bis 40 gezählt), deren Zytoplasma ungefähr dasselbe Aussehen hat wie die der EMZ und dem der sterilen Zellen unähnlich ist; ihre Kerne sind grösser als die der sterilen Zellen. Das Chromatin ist in den Kernen weniger gleichmässig verteilt, und diese scheinen sich oft in früher, heterotyper Prophase zu befinden. Die Grenzen zwischen den Zellen im Archespor sind an vielen Stellen undeutlich, gewöhnlich jedoch sind sie deutlich. Die aufsteigende Samenanlage im Merikarp war verschieden ausgebildet. Sie wurde mit zahlreichen Archesporzellen und auch mit EMZ-n beobachtet. Zuweilen wuchs sie neben der normalen abwärts und bildete sich ebenso aus wie diese (ist bei zahlreichen Umbelliferen beobachtet, PENZIG 1921).

Die folgende Entwicklung scheint schnell zu gehen, und es wurden ziemlich wenige Präparate in Stadien erhalten, in denen der Embryosack noch nicht fertiggebildet war. In einem Nuzellus fand sich je eine kräftige Kernspindel in dreien der EMZ (Fig. 4 b). Der angrenzende Schnitt der Serie war weggefallen; wahrscheinlich waren Kernspindeln in mehreren EMZ vorhanden; es deutet nämlich

manches darauf hin, dass sich der Kern in vielen oder allen grösseren EMZ teilt. Aus der Lage des neugebildeten Embryosacks geht hervor, dass er von einer an der Peripherie belegenen EMZ her stammt, die sich weiter hinunter in den Nuzellus erstreckt als die anderen. Ganz sicher ist auch, dass diese EMZ sich nicht teilt, sondern dass alle vier nach der Reduktionsteilung gebildeten Kerne mit in den Embryosack hineinkommen. In dem einzigen Nuzellus, der gesehen wurde, in welchem Teilungen in den EMZ offenbar kürzlich stattgefunden hatten, enthielt die lange EMZ vier in einer Reihe liegende Kerne (Fig. 4 c). Auch die übrigen EMZ-Kerne hatten

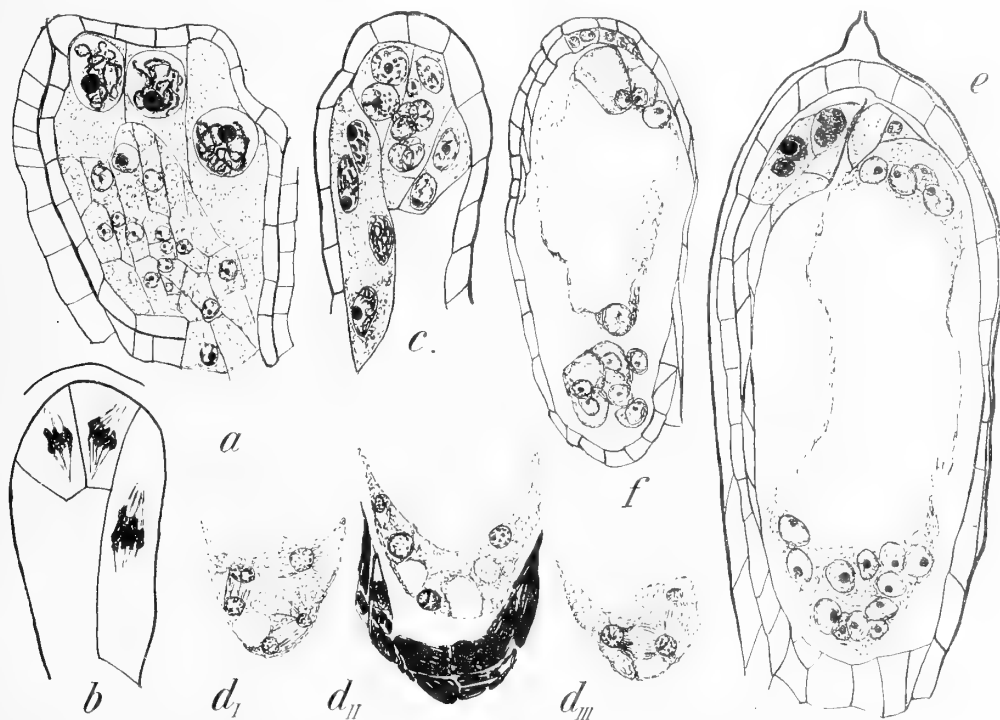


Fig. 4. *Drusa oppositifolia*. a Nuzellus mit Archespor. $\times 500$. b Schematisch gezeichneter Nuzellus. $\times 500$. c Nuzellus nach den Kernteilungen in den EMZ. Kombiniertes Bild. Die grosse EMZ muss wahrscheinlich länger sein als gezeichnet, und die beiden oberen Kerne liegen weiter auseinander. $\times 500$. d_1 d_{II} d_{III} Drei aufeinander folgende Schnitte durch das Chalazaende eines jungen Embryosacks. Degeneriertes Archespor. $\times 500$. e Nuzellus mit 16-kernigem Embryosack. Andeutung von Zellenabsonderung war vorhanden, konnte aber nicht gezeichnet werden, da das Bild kombiniert ist. $\times 500$. f Älterer, 12-kerniger Embryosack. $\times 300$.

sich geteilt, aber, wie es scheint, oft nur einmal. Schräg oberhalb des fertiggebildeten Embryosacks bleiben EMZ liegen (Fig. 4 e und f); schliesslich, doch spät, werden sie aber verdrängt. In jüngeren Samenanlagen sind diese persistierenden EMZ grösser, und zwischen den Kernen liegt eine Vakuole; in älteren sind sie kleiner. Sie enthalten zwei oder manchmal vier Kerne, häufig aber nur einen. Ob dieses letztgenannte Verhalten darauf hindeutet, dass bei diesen EMZ auf die hetero- oder homotype Kernteilung oft eine Wandbildung folgt, lässt sich nicht sagen. Einige Präparate scheinen darauf hinzudeuten, dass Kernfusionen in den

Zellen vorkommen, und hierin könnte man ja eine Erklärung für ihre Einkernigkeit finden.

Nur wenige jüngere Embryosäcke wurden gesehen. Die kleineren Archesporezellen degenerieren (Fig. 4 *d*_{II}) und verschwinden bald vollständig. Der Embryosack ist plasmareicher am Chalazaende, wo immer mehr Kerne waren als am oberen Ende. Sehr oft findet man kinoplasmatische Strahlungen im Zytoplasma zwischen den Kernen an beiden Enden des Embryosacks (Fig. 4 *d*). Der Embryosack wurde beobachtet mit 1 Kern am oberen Ende und 3 am unteren, auch mit 2 Kernen am oberen und 6 am unteren Ende. Wenn die Kernteilungen beendet waren, fanden sich immer 4 Kerne am oberen Ende, am Chalazaende dagegen oft 8, oft aber 12 freie Kerne (Fig. 4 *e*). Der Embryosack war demnach zwölf- oder sechzehnkernig. In der Chalaza betrug jedoch wohl manchmal die Zahl der Kerne zwischen 8 und 12, da diese aber auf mehrere Schnitte in den Präparaten verteilt sind, ist es schwer, sie mit Sicherheit zu zählen. Am oberen Ende bilden sich Eiapparat und Polkern aus, am unteren ein Polkern und 7 bis 11 abgerundete, stets einkernige Antipoden. Der fertiggebildete Embryosack lag im Gegensatz zu dem Verhalten bei allen anderen untersuchten Umbelliferen vollständig innerhalb des Nuzellus. Er war ungewöhnlich breit. Die Zellen des Eiapparats waren kurz, und zuweilen war dieser nicht normal ausgebildet. Eine der Synergiden hatte ihre Vakuole manchmal am oberen Ende und bekam dadurch Ähnlichkeit mit der Eizelle (Fig. 4 *f*).

Auch in den ziemlich ausgewachsenen Früchten, die untersucht worden sind, war noch keine Befruchtung eingetreten. Der Embryosack war verlängert, der Nuzellus war an den Seiten verschwunden, doch sein oberer Teil blieb erhalten. Die innerste Schicht des Integuments bestand aus kubischen Zellen. Die Antipoden hatten stark chromophile Kerne und waren teilweise zusammengesunken und in Degeneration. Der untere Polkern lag noch auf seinem ursprünglichen Platz, obwohl eine lange Zeit seit der Bildung des Embryosacks vergangen war. Er schien in Degeneration zu sein. Auch der obere Polkern befand sich auf seinem ursprünglichen Platz, aber er war deutlich und kräftiger als der untere. Die Synergiden waren undeutlich, die Eizelle dagegen war gut entwickelt, hatte einen grossen Kern und schien vollkommen gesund zu sein. Ob in diesem Material Befruchtung erfolgte, ist ungewiss. Die Frucht war viel grösser als die Samenanlagen. Diese hingen an einem Funikulus, der oberhalb des kurzen Mikropylenkanals als Obturator ausgebildet war und von ähnlich lakunärem Gewebe wie bei vielen Apioideen.

Es sind nunmehr eine ganze Reihe von Pflanzen bekannt, die konstant einen Embryosack mit mehr als acht Kernen ausbilden. Der konstant sechzehnkernige Embryosack bei Arten von *Gunnera* (ERNST 1908, MODILEWSKY 1908, SAMUELS 1912), *Euphorbia* (MODILEWSKY 1909, 1910, 1911), gewissen *Penæaceen* (STEPHENS 1910) und *Peperomia* (Literaturzusammenfassung bei HÄUSER 1916) mit seiner in vielen Fällen eigenartigen Organisation ist ausführlich beschrieben worden. Sechzehnkernige Embryosäcke, die Eiapparat, Polkerne und elf Antipoden enthalten, kommen bei gewissen Kompositen vor: *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum* (PALM 1915), *Eri-*

geron eriocephalus, *glabellus* (HOLMGREN 1919) und *dubius* (TAHARA 1921). Ferner gehört hierher *E. Karwinskianus* var. *mucronatus* (CARANO 1921), bei dem der Embryosack zwölfkernig beobachtet wurde und auch mit zehn Kernspindeln »procurano la formazione di un sacco a venti nuclei. Questo tipo di sacco costituisce il primo gradino per la costituzione del sacco a trentadue nuclei, la cui esistenza finora è soltanto teorica» (l. c., Seite 176). Mehr als sechzehn (29 bis 31) freie Kerne fanden sich auch bei *Valeriana allariifolia*, doch in Embryosäcken, der den rudimentären Samenanlagen im Ovarium angehörten (ASPLUND 1920). Alle diese vielkernigen Embryosäcke wurden von sämtlichen vier Makrosporen gebildet. So verhielt es sich auch bei *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905), wo sich normalerweise ein achtkerniger Embryosack bildet, wo aber gelegentlich auch eine grössere Zahl freier Kerne am Chalazaende entstehen kann. Solche kommen auch bei *Trautvetteria* vor (HUSS 1906) — die Bildungsweise des Embryosacks ist dort nicht bekannt — und bei *Tanacetum vulgare* (PALM 1905), wo normalerweise ein achtkerniger Embryosack von den beiden obersten Makrosporen gebildet wird (Scillatypus), wo aber auch zuweilen die unteren Makrosporen in den Embryosack übergehen können, wodurch dieser 12-, 14- oder 16-kernig wird. Bei *Pandanus* findet man vielkernige (16-kernige?) Embryosäcke. CAMPBELL, der sie studiert hat, scheint anzunehmen, dass sich hier abgegrenzte Makrosporen bilden (1911). Nach WENIGER (1917) können bei *Euphorbia splendens* die vier antipodalen Kerne des Embryosacks wahrscheinlich eine nochmalige Teilung durchmachen (die Kerne des Antipodenendes sind sehr ephemer), und hier bildeten sich bei der Teilung der EMZ sicher vier Makrosporen (von den drei oberen hat die Verfasserin jedoch nur die degenerierten Reste gesehen).

Die vielkernigen Embryosäcke scheinen demnach, wie oft betont wurde, in der Regel aus allen vier Makrosporen gebildet zu werden. Dies war sicher auch bei *Drusa* der Fall, obwohl hier die weiteren Teilungen der Makrosporenkerne nicht verfolgt werden konnten. Drei Makrosporenkerne schienen sich — nach den untersuchten Präparaten zu urteilen — nach einiger Zeit am Chalazaende des Embryosacks zu sammeln, und es bildete sich eine grössere Vakuole, die jene von dem am oberen Ende liegengebliebenen trennte. Dieser unterlag zwei Teilungen, die Entwicklung des Embryosacks erfolgte also nach dem Peperomiatypus (PALM 1915). Es ist möglich, dass mitunter zwei Makrosporenkerne am oberen Ende liegenbleiben und dass diese sich vielleicht nur einmal teilen. In diesem Falle würde die Entwicklung des Embryosacks also dem Liliumtypus folgen. Doch fanden sich keine Präparate, die auf diese Weise gedeutet werden mussten. Von den Makrosporenkernen am Chalazaende machen aber offenbar oft nicht alle zwei Teilungen durch. Im Hinblick auf das Vorkommen der zahlreichen EMZ und Archesporzellen ist es von Interesse, dass sich bei *Euphorbia procera* und *palustris*, den einzigen, bei denen ein sechzehn-kerniger Embryosack gebildet wird, ungefähr sieben EMZ vorfinden, während andere *Euphorbia*-Arten nur eine solche haben (MODILEWSKY 1911). Eine kausale Erklärung für den grösseren Plasmareichtum und Kernzahl am Chalazaende bei *Drusa* kann man vielleicht darin finden, dass bei der Resorption

des dort befindlichen Archesporgewebes ein Überfluss an Nahrung unmittelbar dem Embryosack zugute kommt. JACOBSON-STIASNY (1916) hat ja auch versucht zu zeigen, dass sechzehnkernige Embryosäcke ein Ausdruck für günstige Nahrungsbedingungen im Nuzellus sind.

Saniculeae.

Astrantia. Das Material wurde der im hiesigen Botanischen Garten gezüchteten *Astrantia major* L. entnommen sowie einer Art, die *A. helleborifolia* SALISB. etikettiert war; diese letztere erwies sich aber als falsch bestimmt. Da jedoch ihre Entwicklung ähnliche Verhältnisse aufwies wie *A. major* und die Blütenknospen ausserdem gut fixiert waren, wird sie in die nachstehende Beschreibung mitaufgenommen.

Die abortierenden Samenanlagen sitzen auf einem kurzen, breiten Funikulus und haben ein undeutlich ausgewachsenes Integument. Der Nuzellus ist breit, aber niedrig, und enthält, wenn die Samenanlage am besten entwickelt ist, eine niedrige und breite Archesporzelle. Das Wachstum der Samenanlage hörte alsdann auf, und in den untersuchten Blüten erreichte der Kern der Archesporzelle niemals das Synapsisstadium. Die Zellen der Samenanlage trocknen nicht ein, viele von ihnen werden sehr stark chromophil.

In den jüngsten der untersuchten Blütenknospen war der Hohlraum des Ovariums so tief, dass die junge Samenanlage sich ein gutes Stück oberhalb seines Bodens befand. Dagegen stiess sie seitlich an die Wand des Ovariums. Die Spitze der Samenanlage wies schräg nach unten, und der Nuzellus war vom Funikulus abgesetzt, der noch kurz und dick war. Die erste Andeutung des Integuments war auf der Unterseite der Samenanlage sichtbar. In der zunächst folgenden Entwicklungsstufe verlängert sich der Funikulus wesentlich, was jedoch die Samenanlage dem Boden des Ovariums nicht näherbringt, indem dieses in seinem oberen Teil entsprechend länger wird. Der Funikulus ist dick und kräftig, aber dicht am Nuzellus ist er schmaler und erscheint daselbst ausgehöhlt (Fig. 5 *b*). Das Integument wächst anfangs langsam aus, während sich der untere Teil der Samenanlage aufwärts biegt, sodass die Samenanlage umgewendet wird. Der Nuzellus ist dann kurz und breit, und subepidermal zeigt sich eine grosse Archesporzelle, die reich an Plasma ist und einen grossen Kern hat (Fig. 5 *a*). Es wurde jedoch eine Samenanlage beobachtet, in der zwei einander an Grösse gleiche, ziemlich schmale Archesporzellen lagen, wo sonst die eine, allein vorhandene sichtbar zu sein pflegt. Bisweilen war eine bei der Archesporzelle liegende Zelle ungewöhnlich gross und plasmareich. Schliesslich sei erwähnt, dass in einem Fall die unmittelbar unter der Archesporzelle befindliche Zelle gross, plasmareich und mit grossem Kern versehen war.

Wenn die Umbiegung der Samenanlage so weit fortgeschritten war, dass der Nuzellus schräg aufwärts zeigt, macht dieser eine starke Verlängerung durch. Auch die Archesporzelle wird lang und erhält einen breiteren Oberteil; in welchem der

Kern belegen ist. Das Integument wächst rasch in die Höhe, und während der EMZ-Kern noch in Synapsis ist, reicht es über den Nuzellus hinaus. Es wächst rascher und ist immer höher auf der Dorsalseite der Samenanlage. Der Nuzellus ist nach Abschluss seines Wachstums lang und schmal. Von den beiden Dyadenzellen ist die chalazale viel länger als die obere (Fig. 5 c). Ein Nukleolus war in ihren Kernen vorhanden, während sog. extranukleare Nukleolen nicht zu sehen waren.

Die chalazale Makrospore ist die längste und schien immer den Embryosack zu bilden. Indes zeigten die drei anderen Makrosporen Neigung zu persistieren und zu wachsen, obgleich doch nur selten eine Teilung ihres Kerns eintrat. Wenn die Sporen neu gebildet sind, hat das Zytoplasma in allen viere dieselbe Dichte und wird gleich stark von Hämatoxylin gefärbt. In den degenerierenden Sporen wird es immer stärker färbbar, sodass die Sporen in den Präparaten alsdann wie kohlschwarze Klumpen erscheinen. Bei der oder den Sporen, die wachsen, wird das Zytoplasma dagegen weniger färbbar, und es treten darin Vakuolen auf. Schon kurze Zeit nach der Bildung der Makrosporen beginnt häufig die oberste zu degenerieren, in anderen Fällen degenerierten die drei oberen alle rasch. Gewöhnlich persistieren jedoch eine oder mehrere: in Figur 5 d sieht man Makrospore 2 gut entwickelt, 1 und 3 sind in Degeneration; in Figur 5 e dagegen tendiert Spore 3 zur Entwicklung, ihr Kern hat bedeutend an Grösse zugenommen. Figur 5 f zeigt einen Nuzellus, in dem der Kern der persistierenden Makrospore sogar eine Teilung in der Weise erlitten hat, dass die beiden entstandenen Kerne in gleicher Höhe liegen. Ein dunkel gefärbter Rest von degenerierten Sporen ist darüber sichtbar; ob es nur Makrospore 1 oder 1+2 ist, konnte bei dem Präparat nicht entschieden werden. Wenn alle Sporen wachsen, kann ihre gegenseitige Lage sich so verschieben, dass man in älteren Stadien zuweilen zwei Makrosporen in gleicher Höhe antreffen kann. Bevor die Makrosporen degenerieren, kann man oft beobachten, dass sich die chromatische Substanz in ihren Kernen vermehrt.

In der Chalaza unter dem einkernigen Embryosack lagert sich zuweilen etwas chromophile Substanz teils intrazellulär, teils, und zwar wohl zumeist, interzellulär. Im Vergleich mit anderen Umbelliferen sind die abgelagerten Mengen jedoch nur unbedeutend. Die Epidermiszellen des Nuzellus sind arm an Plasma und die im Scheitel sind zuweilen gross, zuweilen sind sie aber niedrig und scheinen zusammengesunken, was möglicherweise auf der Einwirkung des Fixiermittels beruht. Der zweikernige Embryosack, dessen chalazaler Kern ein gutes Stück oben in der Zelle liegt, befindet sich noch innerhalb des Nuzellus, jedoch sind die Zellen auf seiner Seite nach der Epidermis zu verdrängt worden. Der vierkernige Embryosack verdrängt auch die Epidermis ausser im Scheitel, wo einige Epidermiszellen sowie bisweilen Makrosporen persistieren (Fig. 5 g). Der Embryosack ist nun plasmaarm und in den Präparaten oft kontrahiert, sein unteres spitzes Ende hat sich während des Fixierens und Einbettens aus dem übriggebliebenen chalazalen Teil des Nuzellus heraufgezogen. Die beiden oberen Kerne liegen in gleicher Höhe, die chalazalen in ungleicher. Der Embryosack macht in diesem Stadium ein starkes Wachstum durch.

In den jüngsten untersuchten achtkernigen Embryosäcken war die Zellbildung schon vollendet. Sowohl die beiden Polkerne in Kontakt als auch der Zentralkern wurden in verschiedener Höhe in dem an der Wand befindlichen Zytoplasma beobachtet, was entweder daher kam, dass die beiden Polkerne zu einander hinwandern und in verschiedenen Embryosäcken in verschiedener Höhe zusammenkommen, worauf sie, nachdem sie eine Zeitlang nebeneinander gelegen haben, verschmelzen, oder aber daher, dass die beiden Polkerne zusammen ein Stückchen aufwärts zu dem Eiapparat hinwandern, nachdem sie mit einander in Berührung gekommen

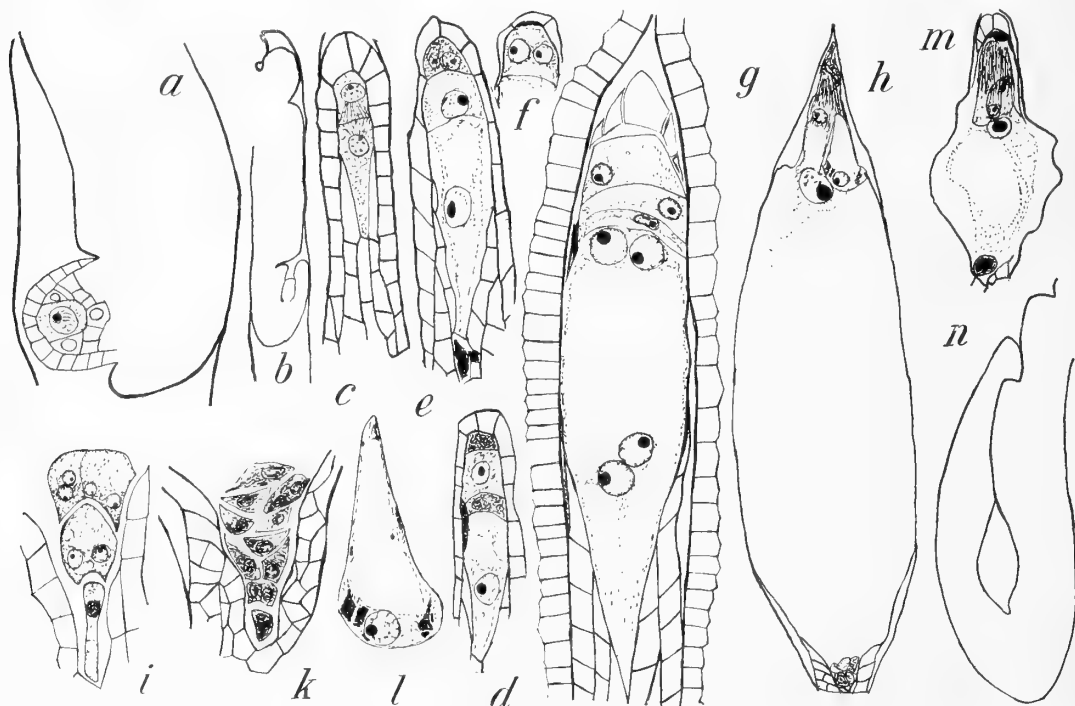


Fig. 5. *a, d-l* *Astrantia helleborifolia*. *b, c* *A. major*. *a* Samenanlage mit Archiesporzelle. $\times 225$. *b* Samenanlage (enthielt EMZ). $\times 45$. *c* Nuzellus mit Dyadenzellen. $\times 380$. *d, e* Nuzellus mit Makrosporen. $\times 380$. *f* Oberer Teil eines Nuzellus. $\times 380$. *g* Vierkerniger Embryosack. $\times 500$. *h* Embryosack vor der Anthese. $\times 225$. *i* Junge Antipoden. $\times 500$. *k* Ältere Antipoden. $\times 500$. *l* Eizelle. $\times 500$. *m-n* *Sanicula europea*. *m* Zwergembryosack, in das Integument hinausgewachsen. $\times 225$. *n* Samenanlage gleich nach der Befruchtung. $\times 45$.

sind, und dort verschmelzen. Auf alle Fälle liegt der Zentralkern rechtzeitig vor der Anthese an dem Eiapparat. Der Embryosack (Fig. 5 *h*) ist immer früh fertig. Der Zentralkern ist gross und hat einen grossen Nukleolus, das Chromatin ist in weit auseinander liegenden Häufchen gesammelt. Die Hauptmenge des Zytoplasmas des Embryosackes liegt um den Zentralkern herum. Die Synergiden sind, wenn sie älter sind, langgestreckt; sie enthalten eine Vakuole, die ziemlich gross ist. Ihr Zytoplasma ist später ziemlich chromophil, es hat faserige Struktur, und der in ihm befindliche Kern ist oft von unregelmässiger Gestalt. Ungefähr wie eine Kalotte liegen um den obersten Teil der Synergiden mehr oder minder degenerierte Reste

von Makrosporen und Nuzellusepidermis. Die Eizelle ist kleiner als die Synergiden, sie ist etwas weiter unten im Embryosack inseriert, und das Zytoplasma hat sich in ihrem breiteren unteren Teil gesammelt. Schon gleich nach der Bildung der Eizelle pflegen in ihr kleine oft stabförmige Körperchen aufzutreten, die sehr stark von Hämatoxylin und Saffranin gefärbt werden (Fig. 5 l). Sie liegen in Gruppen zusammen, und ihre Zahl wächst nach und nach, sodass sie in befruchteten Eizellen massenweise und zusammengeballt vorkommen, weshalb man die einzelnen Stäbchen oder Körnchen oft nicht unterscheiden kann. Diese chromatischen Körnchen wurden bei vielen anderen Umbelliferen beobachtet, obwohl sie dort nicht so oft vorkommen oder nicht so regelmässig geordnet daliegen. Bei den Eizellen der Valerianaceen (ASPLUND 1920, Seite 37) finden sich Körnchen, die allen Anzeichen nach von ähnlicher Art sind und nach ASPLUND Eiweissnatur haben. ISHIKAWA (1918, Seite 284 ff.) gibt Abbildungen und Beschreibung chromophiler Körperchen ähnlichen Aussehens, die bisweilen in der Eizelle bei *Oenothera* auftreten. Er glaubt, sie seien »something like chondriosomes« und vermehrten sich möglicherweise durch Teilungen. Um Chondriosomen dürfte es sich hier wohl kaum handeln.

Im Embryosack werden drei Antipoden angelegt mit je einem Kern. Der eine ist lang, oben breiter und liegt im Nuzellus unten. Die beiden anderen sind ungefähr isodiametrisch und liegen in gleicher Höhe am oberen Ende des chalazalen Antipoden. Alsdann nimmt die Zahl der Antipoden zu, und diese bilden im älteren Embryosack einen kleinen Komplex dicht zusammen liegender Zellen (Fig 5 k). Zuerst erleidet gewöhnlich der lange Antipode eine Querteilung (Fig. 5 i), und von den so entstandenen Zellen scheint sich die schmälere chalazale zuweilen nicht weiter zu teilen, da sie zuweilen geschrumpft und dunkel gefärbt erscheint. In den übrigen Zellen aber erfolgen zahlreiche Teilungen, sodass schliesslich einige zwanzig Zellen vorhanden sind. In jüngeren Stadien sieht man oft zweikernige Antipoden, was zeigt, dass sich der Kern beträchtliche Zeit früher teilt als die Zelle. Das fertiggebildete Antipodengewebe nimmt keinen grösseren Raum ein als die ursprünglichen Antipoden kurz nach ihrer Bildung, diese pflegen dann nämlich ein Wachstum durchgemacht zu haben. Wenn die Antipoden älter werden, wird ihr Zytoplasma stärker chromophil, und gleichzeitig nimmt die Chromatinmenge in ihren Kernen zu. Sie sind lange nach der Befruchtung sichtbar.

Die Samenanlage hat bei *Astrantia*, wenn sie einen fertigen Embryosack enthält, eine bedeutende Grösse. Ihr unterhalb des Embryosacks belegener Teil ist verlängert. Der Mikropylenkanal ist sehr lang und macht oben eine scharfe Biegung nach dem Funikulus zu, da der äussere Teil des Integuments sich hoch aufwärts und über den inneren hinüber schiebt. Der Pollenschlauch wächst deshalb von der als leitende Gewebe ausgebildeten Funikulusepidermis direkt in die Mikropyle hinein. Der Embryosack selbst wächst immer stark, bevor er reif zur Befruchtung ist, und ist dann bei *Astrantia* grösser als bei der Mehrzahl der Umbelliferen. Die Mantelschicht ist deutlich, die dem Embryosack zugekehrte Wand der Zellen ist verdickt und von einer Kutikula bekleidet. Die benachbarten Integumentzellen sind kleiner

und plasmareicher als die Zellen in den peripheren Schichten. Im oberen und unteren Teil des Embryosacks ist eine Membran, die mit Lichtgrün färbbar ist, deutlich sichtbar, die sich auch um den oberen Teil des Eiapparates herum erstreckt (Fig. 5 *h*). Längs dem grösseren Teil des Embryosacks scheint die Membran ganz dicht an den Mantelschichtzellen zu liegen und kann von deren Wand nicht unterschieden werden. Sie besteht wohl aus den noch übrigen zusammenhängenden Aussenwänden der Nuzellusepidermis. In der Chalaza liegen unter dem Embryosack eine Anzahl plasmareicher Zellen, und die chromophile Substanz ist dort noch deutlich.

Nachdem der Pollenschlauch in den Embryosack hineingewachsen ist, ist eine, oder, wie ein einziges Mal beobachtet wurde, beide Synergiden zerstört. Zahlreiche Endospermkerne sammeln sich in dem an der Wand liegenden Plasma. Die Teilung der Eizelle erfolgt spät. Ziemlich grosse Früchte wurden untersucht, in denen sie noch nicht stattgefunden hatte.

Eryngium. *Eryngium yuccifolium* war JURICAS (1922) hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt. Selbst hatte ich nur wenige Fixierungen von *Eryngium*-Arten zur Verfügung. Bei *E. giganteum* M. BIEB., von dem eine Fixierung angefertigt wurde, enthielten die jüngeren, von den seitlichen Blütenköpfen entnommenen Blütenknospen Samenanlagen mit noch breitem Nuzellus mit EMZ. Die Samenanlagen waren noch nicht umgewendet. In den älteren Blütenknospen, die von der die Hauptachse abschliessenden Infloreszenz entnommen waren, waren die Samenanlagen grösser, aber das Integument war nicht über den breiten, zellenreichen Nuzellus hinausgewachsen, der nach wie vor horizontal lag. Der Nuzellus enthielt da, wo die EMZ oder Makrosporen hätten liegen sollen, einige degenerierte Zellreste. In einer Samenanlage waren zwei degenerierte Zellen, deren obere mehrkernig zu sein schien. Vielleicht waren dies Dyadenzellen. In der oberen waren den Kernteilungen keine Wandbildungen gefolgt; dies ist sicher nicht der normale Entwicklungsgang bei dieser Pflanze, sondern hing mit der allgemeinen Degeneration der Samenanlagen zusammen. In den wenigen Blüten, die von *E. amethystinum* L. untersucht wurden, enthielten die Samenanlagen fertiggebildete Embryosäcke von ähnlichem Aussehen wie bei *Astrantia*. Um die Synergiden herum und oberhalb derselben befanden sich Reste des Nuzellus, in der Eizelle ähnliche chromophile Körnchen wie dort, die Zahl der Antipoden war vermehrt, doch konnten nur 5 bis 6 solche unterschieden werden. Degenerationserscheinungen fanden sich auch hier besonders im Integument, dessen innerer Teil oft aus zerstörten und in Auflösung befindlichen Zellen bestand, obwohl der Embryosack nicht befruchtet worden war. In einer Samenanlage war das Integument unregelmässig in den Embryosack hineingewachsen und hatte ihn teilweise verdrängt; er enthielt jedoch einen völlig normalen Eiapparat. Bei *E. planum* L. konnte die Entwicklung besser verfolgt werden, obwohl das Material spärlich und recht schlecht im FLEMMING fixiert war. In den Samenanlagen ist der Nuzellus schmal und lang. Nur um das untere Ende der EMZ lagen einige sterile Zellen, die sie von der Epidermis trennten. Der Nuzellus war bedeutend

länger als die EMZ. Vier junge Makrosporen wurden beobachtet, aber dann fehlten Stadien bis zum fertigen Embryosack, der dem bei *Astrantia* ähnlich war. Insbesondere enthielt er ein ähnliches Antipodengewebe. Der Mikropylkanal war sehr lang, das Integument dick.

Bei *E. yuccifolium* scheinen, nach JURICAS Darstellung zu urteilen, einige Verschiedenheiten im Vergleich zu den hier beschriebenen Arten vorzukommen. So sind nur drei Antipoden vorhanden, die ephemere sind »breaking down shortly before or after the fusion of the polar nuclei«. Über ihre Kernverhältnisse wird nichts gesagt.

Sanicula. Auch diese Gattung konnte nur unvollständig untersucht werden, da nur eine Fixierung von wildwachsender *Sanicula europea* L. zur Verfügung stand. Es zeigte sich, dass sie teils zahlreiche männliche Blüten enthielt, teils Blüten ohne Staubblätter, aber mit Fruchtknoten von sehr verschiedener Grösse. In einigen Fällen waren diese leer und enthielten also keine Samenanlagen. Diese Blüten waren also vollständig steril. Waren Samenanlagen vorhanden, so waren sie zuweilen missgebildet und hatten einen unregelmässigen Nuzellus mit einigen plasmareichen Zellen, deren morphologischer Wert nicht bestimmt werden konnte. Einige der ♂-Blüten hatten einen rudimentären Ovarialhohlraum ohne Scheidewand und Samenanlage sowie zwei sehr kurze, gerade Griffel, die nicht über das gut entwickelte Stylopodium herübertagen. Diese eben beschriebenen Blüten gehörten zu sekundären Infloreszenzen. Die normalen Samenanlagen, die in dem Material vorhanden waren, enthielten fertig gebildete oder befruchtete Embryosäcke, die letzteren mit mehr oder weniger vorgeschrittener Endospermibildung.

Die Samenanlage füllte den Merikarp aus, hatte ein dickes Integument und einen sehr langen Mikropylkanal (Fig. 5 n). Der unterhalb des Embryosackes belegene Teil der Samenanlage hatte keine Verlängerung erlitten, weil ja der Ovarialhohlraum ziemlich klein ist. Der befruchtungsreife Embryosack war in verschiedenen Fruchtknoten von sehr verschiedener Grösse. In einigen war er sehr klein (Fig. 5 m), und der Eiapparat nahm einen verhältnismässig viel grösseren Teil desselben ein als in den grösseren Embryosäcken. Oberhalb des Eiapparats fanden sich immer Reste des Nuzellus. Die Synergiden waren gross und plasmareich. Die Zahl der Antipoden betrug 3 (im Zwergembryosack oft nur 1), waren alle ziemlich gross, die chalazale jedoch am grössten. In den untersuchten Embryosäcken enthielt jeder Antipode einen grossen, stark chromophilen Kern. Um die kleinen Embryosäcke herum war die Mantelschicht äusserst undeutlich. Nach der Befruchtung und um die grösseren normalen Embryosäcke war sie jedoch deutlich und bestand aus plasmareichen Zellen.

Anomalien sind wahrscheinlich nicht selten. Eine Samenanlage enthielt einen Embryosack, der nur zwei grosse Kerne in Kontakt besass, die von Zytoplasma umgeben waren und auf der einen Seite des Embryosacks lagen. Eiapparat und Antipoden fehlten gänzlich. Reste des Nuzellus fanden sich am oberen und unteren Ende des Embryosacks. Die andere Samenanlage in dieser Blüte enthielt einen völlig normalen Embryosack.

Scandicineae—Scandicinae.

Chaerophyllum. Zum Studium dieser Gattung gelangte Material zur Verwendung, das einem im hiesigen Botanischen Garten seit mehreren Jahren gezüchteten Exemplar von *Chaerophyllum aureum* L. entstammte. Ausserdem wurden einige *Carnoy*-fixierte Blüten von *Ch. temulum* L. untersucht.

Die abortierenden Samenanlagen blieben klein und undifferenziert. Unter der Epidermis konnten zuweilen einige ziemlich grosse, plasmareiche Zellen angetroffen werden. Wenn das Wachstum der Samenanlagen beendet ist, wird allmählich eine grosse Anzahl ihrer Zellen stark chromophil. In einigen Ovarien waren diese Samenanlagen ungewöhnlich gross geworden. Die hängende Samenanlage wächst rasch abwärts nach dem Boden des Ovariums zu und füllt dann den ganzen Merikarp (Fig. 6 a). Wenn das Integument angelegt wird, ist die Samenanlage nach der Scheidewand im Ovarium hin gebeugt. Im selben Masse, wie die Umbiegung der Samenanlage erfolgt, sodass deren Spitze einen Bogen in der Vertikalebene beschreibt und schliesslich aufwärts gerichtet ist, erweitert sich das Fruchtknotenfach. Die Wendung und das Wachstum der Samenanlage muss jedoch mitunter schneller erfolgen als das Wachstum des Ovariums, was zur Folge hat, dass der Nuzellus an die Fruchtwand stösst und stark gebogen wird. Nach der Umwendung der Samenanlage und dem Aufwachsen des Integuments ist die Biegung des Nuzellus ausgeglichen. In diesen frühen Entwicklungsstadien enthielt der Nuzellus eine Archesporozelle oder eine EMZ. Zuweilen waren neben dieser letzteren eine archesporähnliche Zelle oder zwei plasmareiche Zellen übereinander zu sehen. In der Chalaza zeichnet sich eine Gruppe von Zellen dadurch aus, dass sie Hämatoxylin stärker und stärker absorbieren, sodass sie in den Präparaten bald kohlschwarz aussehen.

Wenn das Integument in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel emporgewachsen ist, ist die EMZ geteilt und vier Makrosporen haben sich gebildet, die, solange sie jung sind, etwa gleiche Grösse haben und mit Zytoplasma gefüllt sind. Während das Wachstum der Samenanlage fortschreitet, indem das Integument über den Nuzellus hinüberwächst und einen ziemlich kurzen Mikropylenkanal bildet und der untere Teil der Samenanlage sich stark verlängert, unterliegen die Makrosporen immer manchen Veränderungen; aber nur in der halben Anzahl der Fruchtknoten, und auch da bloss in der Samenanlage des einen Merikarps, verdrängte die chala-zale Makrospore den Nuzellus und bildete sich zum Embryosack aus; in den übrigen Samenanlagen bildete sich kein solcher. Von den verschiedenen Verhältnissen, die im Nuzellus herrschen können, seien nachstehende erwähnt. Manchmal degenerieren alsbald nach ihrer Bildung sämtliche Makrosporen. Gewöhnlich persistiert jedoch eine wechselnde Anzahl derselben; sie wachsen und verdrängen die benachbarten Zellen, und zwar so weit, dass eine der oberen Sporen ganz dicht am Integument liegen kann (Fig. 6 b), indem die Nuzellusepidermis lokal zerstört worden ist. Das Wachstum der Makrosporen hat auch eine Verschiebung ihrer

gegenseitigen Lage zur Folge, sodass einige nebeneinander zu liegen kommen. Auswachsende Makrosporen sind arm an Plasma.

Der Nuzellus ist nach Erreichung seiner vollen Grösse bedeutend breiter und zellreicher in seinem chalazalen Teil. Unter der chalazalen Makrospore lagen oft ein paar plasmareiche Zellen, und unter diesen lag jedesmal die erwähnte Gruppe chromophiler Zellen. Wenn die Makrosporen degenerierten, ohne dass sich ein Embryosack entwickelte, pflegte eine noch grössere Zahl von Nuzelluszellen chromophil zu werden. In einigen Samenanlagen fanden sich unterhalb der Makrosporen eine oder zwei grosse, plasmareiche Zellen mit ungewöhnlich grossem Kern, der die Eigentümlichkeit zeigte, dass sein Chromatin kontrahiert war, sodass es aussah, als ob der Kern sich in Synapsis befände (Fig. 6 c). Es handelte sich vielleicht um eine Art akzessorischer EMZ von ähnlicher Art wie die, die sich in einigen Samenanlagen von abweichendem Bau befanden, deren Beschreibung später folgt. Es ist ferner zu bemerken, dass der Nuzellus mitunter weniger als vier Makrosporen enthielt, also drei oder nur zwei, ohne dass die geringste Spur der fehlenden zu entdecken war. Möglicherweise hatten diese sich gebildet, waren aber bald völlig verschwunden; doch ist auch denkbar, dass die Makrosporenbildung unvollständig war.

Erfolgt die Entwicklung in normaler Weise, dann verdrängt der junge zweikernige Embryosack den Nuzellus ringsherum, doch bleiben die Aussenwände der Epidermiszellen als zusammenhängende Wand noch um den kürzlich ausdifferenzierten Embryosack stehen. Später wird sie jedoch undeutlich. Oberhalb des Eiapparates ist eine Kalotte des Nuzellus übriggeblieben. Der grosse basale Teil des Nuzellus bleibt in der Chalaza. Neu gebildet ist der Embryosack kurz, aber breit und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben. In einem Embryosack war der chalazale Antipode zweikernig, sonst wurden nur einkernige beobachtet. Der Mikropylkanal war ziemlich kurz und gebogen; die Samenanlage wächst unten sehr und erfüllt den Hohlraum des Merikarps trotz der starken Verlängerung des Fruchtknotens gleich nach der Blütenentfaltung, während der Embryosack verhältnismässig in geringerem Mass wächst. BARTSCH (1882) hat diese Form der Samenanlage bei *Chaerophyllum* erwähnt. Irgendwelche Stadien bei oder nach der Befruchtung, die übrigens in diesem Material wahrscheinlich nicht eintrat, wurden nicht beobachtet.

Es war nämlich sehr starke Pollensterilität vorhanden. In der Tat wurde keine ältere Blütenknospe geschnitten, in der nicht der Pollen völlig degeneriert und eingetrocknet war. Der Kern der Pollenmutterzelle machte zwar Teilungen durch, aber diesen folgte keine Aufteilung des Zytoplasmas, sondern es bildeten sich vierkernige Pollenkörner. Auch drei-, zwei- und einkernige Pollenkörner wurden wahrgenommen. Derartige Störungen bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen pflegen gewöhnlich bei Bastarden vorzukommen, brauchen aber nicht immer anzudeuten, dass die von ihnen befallene Pflanze ein Bastard ist (vgl. TISCHLER 1922, Seite 430 ff). Sie können durch gewisse äussere Faktoren veranlasst werden, wie z. B. niedere Temperatur (SAKAMURA 1920), können aber auch, wie beispielsweise

bei *Geranium ibericum* (BEER 1921), bei einer sterilen Rasse einer sonst normaler Art vorkommen. BEER fand, dass von dieser Art, die in Armenien beheimatet ist, in englischen Gärten sowohl Exemplare mit ganz normaler Pollenentwicklung vorhanden waren als auch solche mit vollständiger Pollensterilität, mit unregelmässiger Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung und ohne Wandbildung nach derselben. Die fertilen und sterilen Pflanzen waren im übrigen vollkommen gleich.

Aber auch unter den Samenanlagen treten ausser den schon beschriebenen auch noch andere Sterilitätserscheinungen auf. In mehreren Fruchtknoten kamen Samenanlagen von abweichendem Bau vor. Der Funikulus war gewöhnlich kurz und dick, auch das Integument war von ungewöhnlicher Dicke. Der Nuzellus war sehr breit und äusserst zellreich (Fig. 6 e). In der Chalaza befanden sich stets chromophile Zellen. Man konnte Samenanlagen antreffen, in denen der Nuzellus gänzlich steril war und weder EMZ noch Makrosporen hatte. Figur 6 d wiederum zeigt einen Nuzellus, der vier EMZ enthielt, deren Kern in Synapsis war und die unten im Nuzellus lagen. Sie waren kleiner als gewöhnliche EMZ und können als akzessorische EMZ bezeichnet werden. Abnorme Samenanlagen mit einer einzigen derartigen akzessorischen EMZ oder mit mehreren grossen, plasmareichen Zellen, deren Kerne keine andere Eigentümlichkeit aufwiesen, als dass sie ungewöhnlich chromatinreich erschienen, wurden ebenfalls wahrgenommen. In diesen soeben beschriebenen Samenanlagen war das Integument noch nicht über den Nuzellus gewachsen. Indes wurden auch abnorme Samenanlagen gefunden, in denen das Integument um den Nuzellus herumgewachsen war, wobei in einigen Fällen der Mikropylkanal zugewachsen war, während er in anderen sichtbar war, aber nicht oberhalb des Nuzellusscheitels, sondern seitlich lag. Der Nuzellus war hier länger. In Figur 6 f sieht man den oberen Teil eines Nuzellus mit einer grossen zweikernigen Zelle, deren beide Kerne in gleicher Höhe liegen. Die Zelle lag nicht in der Mitte des Nuzellus, sondern an der Epidermis, und Reste zerstörter Zellen lagen um sie herum. Eine andere Samenanlage mit einer Zelle von gleichem Aussehen, doch mit nur einem Kern, wurde angetroffen. In anderen Fällen lag eine solche einkernige Zelle direkt im Scheitel des Nuzellus, wo sonst die EMZ zu liegen pflegt. Ob die zuletzt beschriebenen Zellen, die wohl am ehesten den Charakter zwei- bzw. einkerniger Embryosäcke haben, von den erwähnten EMZ herkommen — die, wie vorher beschrieben, manchmal in Samenanlagen mit normaler Makrosporentetrade sichtbar sind —, das dürfte ungewiss sein. Man hat es stattdessen hier vielleicht mit »aposporen Embryosäcken« zu tun, die durch direkte Umwandlung aus einer sterilen Nuzelluszelle entstanden sind. Ob sich diese Zellen weiterentwickeln können, kann nicht gesagt werden; wahrscheinlich degenerieren sie.

Abnormitäten konnten zuweilen bei grösseren Teilen des Fruchtknotens vorkommen — es ist zu bemerken, dass in den untersuchten Blüten stets beide Samenanlagen abweichend gebaut waren, nicht nur die eine —, indem die aufsteigenden Samenanlagen dort ungewöhnlich gross waren oder die normale Samenanlage aufwärts in den oberen Teil des Ovariums gewachsen war, wo sie sich nicht entwickeln

komte, sondern degenerierte; oder es war ausser den vier gewöhnlichen Samenanlagen noch eine fünfte vorhanden, die ebenfalls am Karpidenrand inseriert, aber in der Blüte zwischen den beiden Griffeln gerade in die Höhe gewachsen war. In dieser Samenanlage war das Integument ein kurzes Stück ausgewachsen. Zuweilen war der Raum in den Ovarien, die abweichend gebaute Samenanlagen enthielten, bedeutend enger als in den normalen.

In der pflanzenembryologischen Literatur finden sich einige Angaben über Samenanlagen von abweichendem Bau, die bei einer Pflanze vorkommen können, und

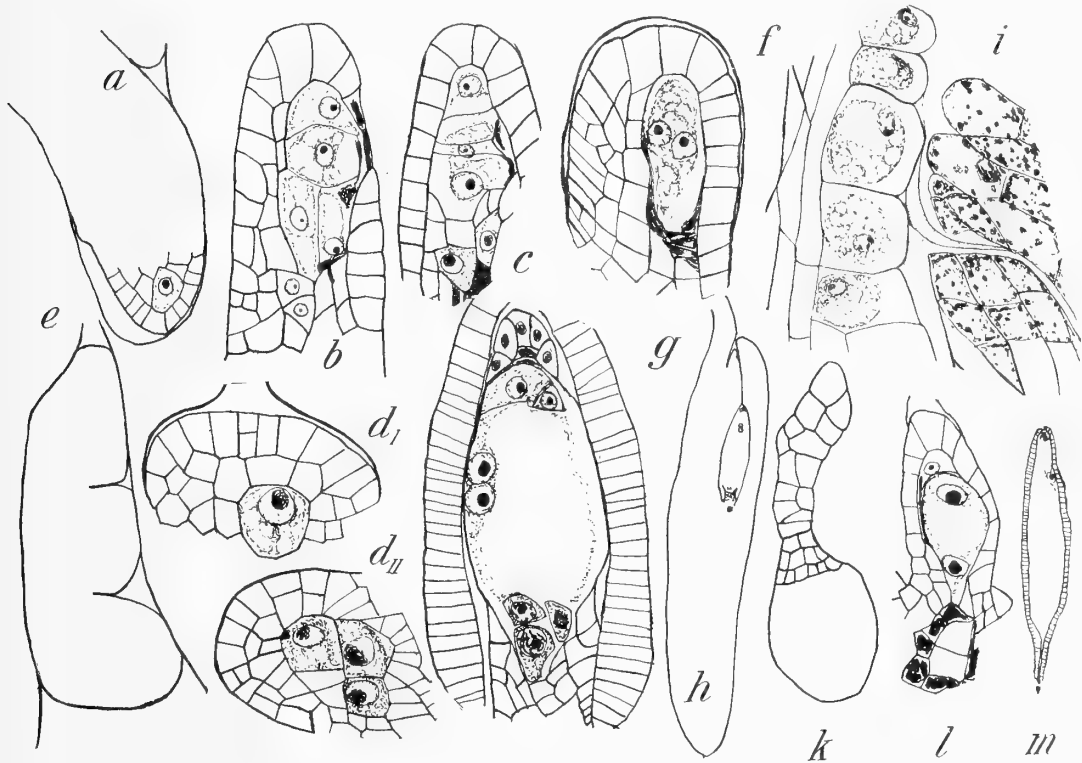


Fig. 6. *a-f* *Chaerophyllum aureum*. *a* Fruchtknotenfach mit auswachsender Samenanlage. $\times 300$. *b, c* Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. *d_I d_{II}* Abnormer Nuzellus mit 4 EMZ. $\times 500$. *e* Abnorme Samenanlage. $\times 225$. *f* Oberteil eines abnormen Nuzellus. $\times 500$. *g-k* *Anthriscus silvestris*. *g* Neugebildeter Embryosack; der Kern des einen Antipoden in Prophase. $\times 500$. *h* Samenanlage unmittelbar vor der Befruchtung. $\times 45$. *i* Mikropylenöffnung mit Pollenschlauch. $\times 500$. *k* Embryo. $\times 300$. *l-m* *Physocaulis nodosus*. *l* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. $\times 500$. *m* Embryosack, von Mantelschicht umgeben; die chromophilen Zellen in der Chalaza noch sichtbar. $\times 80$.

in einigen Fällen waren ähnliche Abweichungen wie bei *Ch. aureum* zu finden. SCHNARF (1922) hat solche kürzlich bei einigen *Viola*-Bastarden beschrieben und TÄCKHOLM (1915) mehrere solche bei einer *Godetia*-»Gloriosa«-Form und bei den Samenanlagen der parthenokarpen *Fuchsia*-Form »Marinka«. Der letztgenannte Forscher gibt auch eine Literaturzusammenstellung und -besprechung.

Dass alle die beschriebenen Sterilitätserscheinungen daher rühren, dass das untersuchte Exemplar ein Bastard war, ist nicht wahrscheinlich. Solche sind bekanntlich innerhalb der Familie höchst selten, finden sich aber doch z. B. bei *Eryngium* (WOLF 1913). Eher hat man vielleicht an eine »sterile Rasse« zu denken. Bei *Ch. temulum* kamen keine solchen Abweichungen vor. Die Befruchtung erfolgte hier in normaler Weise.

Anthriscus. Von wildwachsendem *Anthriscus silvestris* HOFFM. wurden eine Anzahl Fixierungen angefertigt. Männliche Blüten kommen in grosser Zahl vor (vgl. PETERSEN 1914); in ihnen wird stets eine Vertiefung wie in zwitterigen Blüten im Blütenboden angelegt, sie bildet sich aber hier nie als normales Ovarium aus, sondern bleibt sehr klein. In einigen Zwischenformen zwischen männlichen und zwitterigen Blüten wurde der Fruchtknoten grösser, und in seinem Innern bilden sich die vier Samenanlagen aus, die jedoch rudimentär sind; ein Integument wurde nicht angelegt, aber eine deutliche Archesporzelle war vorhanden.

Die Embryosackentwicklung scheint bei *Anthriscus* rasch zu erfolgen. Samenanlagen mit EMZ sind leicht zu erhalten, aber es ist schwerer, der folgenden Stadien der Entwicklung bis zur Bildung des Embryosacks habhaft zu werden, die lange vor dem Aufblühen erfolgt. Vier Makrosporen wurden beobachtet, von denen die chalazale sich zum Embryosack ausbildete, während eine der übrigen eine Zeitlang persistierte und einigemal oberhalb des Eiapparats des neugebildeten Embryosackes beobachtet werden konnte. Der Nuzellus war wie bei *Chaerophyllum*, also breit und zellreich in seinem chalazalen Teil. Die Epidermiszellen in seinem Scheitel waren gross und konnten sich teilen. Der vierkernige Embryosack zerstört den Nuzellus ringsherum, der Scheitel bleibt jedoch lange bestehen und ist noch nach der Befruchtung über dem Eiapparat sichtbar. Über das Verhalten der Makrosporen ist wenig zu sagen, weil in den Präparaten eine Menge sehr dunkel gefärbter Zellen im Nuzellus lagen und jene verdeckten. Derartige Zellen befanden sich auch in den benachbarten Teilen des Integumentes, und möglicherweise kommt ihre Chromophilie daher, dass sie beim Fixieren irgendwie zerstört wurden.

Der neugebildete Embryosack ist wie bei *Chaerophyllum* kurz und ziemlich breit, und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben (Fig. 6 g). Die Synergiden sind nach ihrer Bildung ungefähr wie Quadranten geformt, die ihre ebenen Flächen gegeneinander und nach dem Embryosack hin wenden. Nach und nach verlängern sie sich stark, in ihrem Unterteil entsteht eine kleine Vakuole, und ihr Zytoplasma wird dichter und chromophiler. Die Eizelle ist, neugebildet, bedeutend kleiner als die Synergiden. Im Längsschnitt ist sie dann dreieckig, die eine Seite liegt nach der Seitenwand des Embryosacks zu. Diese Seite wird ihre Insertionsbasis, nachdem eine Längenstreckung der Eizelle stattgefunden hat. Die Polkerne wandern auf einander zu und wurden im Kontakt in dem unteren Teil des Embryosacks beobachtet. Sie wandern zusammen in den Embryosack hinauf, und es dauert lange, bevor sie verschmelzen. Dies ist indes in der Regel kurze Zeit nach der Anthese geschehen, erfolgt aber manchmal auch noch später. Die drei Antipoden haben in

der Regel je zwei Kerne, die gleichgross und regelmässig sind. In älteren Embryosäcken enthielten jedoch die Antipoden immer nur einen einzigen, stark chromophilen Kern, der immer bedeutend grösser ist als der ursprüngliche Antipodenkern; die beiden Kerne waren also verschmolzen. Das Zytoplasma der Antipoden ist ebenfalls stark chromophil.

Recht lange Zeit vergeht jedesmal zwischen Anthese und Befruchtung, was daran liegt, dass die Blüten wie bei den meisten Umbelliferen stark protandrisch sind. Inzwischen wächst der Fruchtknoten bedeutend, und im selben Masse tut dies die Samenanlage, die dabei das gleiche Aussehen erhält wie bei *Ch. aureum* (Fig. 6 h). Das Wachstum des Embryosacks ist verhältnismässig geringer sowohl jetzt wie auch in der ersten Zeit nach der Befruchtung. Die Zellen der Mantelschicht sind jetzt weniger deutlich, sie sind bei der Befruchtung tangential gestreckt und sehr plasmareich. Sie persistieren noch einige Zeit nach der Befruchtung, und die angrenzenden Teile des Integuments wurden aufgelöst, bevor die Mantelschicht verdrängt wurde. Der Mikropylkanal ist ziemlich kurz und nach dem Funikulus zu einwärts gebogen. Die Zellen der Samenanlage um die Mikropyle sind vergrössert. Stärke ist im Funikulus enthalten, auch in seiner Epidermis, und später ebenfalls im Integument.

Das Empfangsgewebe auf den Narben besteht aus dem bei den Umbelliferen gewöhnlichen Prismenepithel (vgl. JOCHMANN 1855, BEHRENS 1875); die Epidermiszellen sind also nicht papillenförmig. Der Pollenschlauch ist dünn und undeutlich. In dem keulenförmigen Oberteil des Griffels war er zwischen den dort befindlichen plasmareichen, langgestreckten, gegen das Empfangsgewebe pinselartig divergierenden Zellen sichtbar. Die Zellen des leitenden Gewebes sind im unteren Teil des Griffels sehr lang und plasmareich und haben langgestreckte, chromatinreiche Kerne. Hier ist es unmöglich, den Pollenschlauch zu entdecken. Einige Zellen sind zerstört, nachdem er an ihnen vorbeigewachsen ist. Die Integumentepidermiszellen der kleinen abortierten Samenanlagen werden kurz vor der Befruchtung plasmareich, und die auf der der Scheidewand zugekehrten Seite dieser Samenanlage befindlichen verlängern sich sehr und bilden einen Teil des leitenden Gewebes für den Pollenschlauch. Die Epidermis des Funikulus ist auch als leitendes Gewebe ausgebildet und besteht aus plasmareichen, kubischen Zellen mit zur Zeit der Befruchtung verdickter Aussenwand. Beim Übergang zur Mikropyle ist der Pollenschlauch am besten sichtbar (Fig. 6 i). Die Befruchtung konnte niemals studiert werden, da der Oberteil des Embryosacks immer schlecht fixiert war. Der Pollenschlauch drang durch die persistierende Nuzellusepidermis hindurch. In der Chalaza erscheinen bald die persistierenden Nuzelluszellen nebst den angrenzenden Integumentzellen als ein Komplex kleiner Zellen — die Hypostase. Die chromophilen Zellen blieben ebenso wie die Antipoden ziemlich lange sichtbar. Die Endospermkerne sammeln sich in grösserer Menge unter der Eizelle. Erst nachdem der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt ist, wächst dieses in grösserem Umfange in zentrifugaler Richtung und verdrängt das Integument. Die Embryobildung schien in der bei den

Umbelliferen üblichen Weise zu erfolgen. In einer Samenanlage, in der das Endospermgewebe den ganzen Embryosack ausfüllte, fand sich ein Embryo, der nur acht Zellen besass. In einigen Fällen wurde der Embryosack nicht befruchtet. Trotzdem wuchs er stark, ehe er degenerierte, die Zellen des Eiapparats wurden dann sehr plasmaarm, die Eizelle dennoch gross. Der Embryo hat einen recht langen, meist gebogenen Suspensor von der Breite einiger Zellen (Fig. 6 *k*).

Schliesslich sei erwähnt, dass PETERSEN (1914) einige Angaben über den Embryosack macht, wo er Antipoden, Zentralkern und Eiapparat gesehen hat. Nach ihm vergehen vierzehn Tage von der Befruchtung bis zum Beginn der Entwicklung des Embryos und 3 bis 4 Wochen bis zur Reife der Frucht.

Physocaulis. Von *Physocaulis nodosus* Tsch. standen eine Anzahl Blütenknospen und junge Früchte zur Verfügung. Der Nuzellus ist sehr klein, seine Zellen ebenfalls. Zuweilen sieht es aus, als bildeten sich mehr als vier Makrosporen bei der Teilung der EMZ, aber wahrscheinlich handelt es sich da um eine Verwechslung mit sterilen Zellen. Der zweikernige Embryosack liegt innerhalb des Nuzellus (Fig. 6 *l*), aber der vierkernige verdrängt ihn. Die Mantelschicht ist dann sehr gut entwickelt und besteht aus grossen Zellen mit grossen Kernen. In diesem Stadium ist der Embryosack sehr klein; der fertige Embryosack vergrössert sich jedoch ganz bedeutend. Eigentümlich ist, dass die Antipoden nicht zu erkennen waren; sie sind vielleicht sehr ephemere. In der Chalaza ist kaum ein Rest vom Nuzellus übrig. Die Samenanlage hat dasselbe Aussehen wie bei *Chaerophyllum* und *Anthriscus*. Eine Eigentümlichkeit ist hier, dass der chalazale Teil des Embryosacks, wenn dieser älter ist, sehr schmal ist (Fig. 6 *m*).

Myrrhis. Bei *Myrrhis odorata* Scop. erfolgt die Entwicklung der Blüten ebenso wie bei *Anthriscus* sehr schnell, wozu noch kommt, dass in der Hauptdolde die meisten, in den seitlichen Dolden alle Blüten nur männliche Sexualorgane hatten, sodass es schwer ist, alle Entwicklungsstadien zu erhalten. Wenn sich Ovarien bilden, hört oft nach einiger Zeit die Entwicklung der Samenanlagen auf. In den Samenanlagen ist der Nuzellus zuerst ziemlich klein, aber während und nach der Teilung der EMZ wächst er stark durch zahlreiche Teilungen der sterilen Zellen, sodass er später gross und vielzellig wird. Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel werden gewöhnlich recht frühzeitig durch perikline Wände geteilt, sodass sich sterile Zellen über die Makrosporen lagern. Oft kommt es vor, dass sich die EMZ nicht teilt, sondern degeneriert, nachdem sie einige Zeit persistiert hatte. Die Teilungen im Nuzellus aber gehen weiter, und die kleine EMZ liegt dann ganz und gar eingebettet in dem sterilen Gewebe. Man findet auch Dyadenzellen und Makrosporen mit zusammengeschrumpftem, degeneriertem Zytoplasma, aber mit deutlichen Kernen, eingeklemmt in das Nuzellusgewebe (vgl. Fig. 7 *a*).

Die Kernteilungen im vierkernigen Embryosack wurden beobachtet (Fig. 7 *b*). Von den beiden chalazalen Kernspindeln fällt die untere mit der Längsrichtung des Embryosacks zusammen, die obere, die schräg darüber lag, bildete einen Winkel mit ihr; von den beiden im oberen Ende des Embryosacks lag die eine weiter

unten, die andere lag horizontal und rechtwinklig zu den übrigen. In den chalazalen Kernspindeln waren die Chromosomen ein Stück auseinandergerückt, während dies in den oberen noch nicht der Fall war. Der Embryosack ist grösser als bei den vorher behandelten Gattungen der Gruppe, sieht aber ebenso aus. Die Polkerne verschmelzen rasch. Der Kern der Antipoden teilt sich in der Regel. Doch pflegt diese Teilung in dem einen der drei Antipoden oft auszubleiben; sein Kern ist dann anfangs grösser als die der andern. Der Embryosack ist wie bei *Anthriscus* lange vor der Befruchtung gebildet, und sowohl Samenanlage wie Embryosack wachsen ganz bedeutend, ehe sie erfolgt. Der Abstand vom unteren Ende des Embryosackes bis zur Spitze der Samenanlage ist auch hier gross, aber relativ kleiner als bei den drei vorhergehenden Gattungen.

Während der Endospermibildung sammelt sich Endosperm in grösserer Menge im oberen Ende des Embryosacks. Mantelschicht, Hypostase u. s. w. sind wie bei *Anthriscus*. Die Eizelle war ungeteilt aber gross, als die Zellbildung im Endosperm in vollem Gang war. Ob dies das gewöhnliche Verhalten ist, mag dahingestellt bleiben. Die Endospermzellen oben im Embryosack waren dann mit Zytoplasma gefüllt, während die an den übrigen Stellen ziemlich plasmaarm waren.

Scandix. Von dieser Gattung wurde hauptsächlich *Scandix mucrorhyncha* C. A. Mey. untersucht und ausserdem einige Früchte von *Sc. Pecten-Veneris* L. Einige Verschiedenheiten gegenüber den vorher beschriebenen Arten dieser Gruppe wurden gefunden. Der Raum im Fruchtknoten war immer eng. Die Samenanlagen haben einen kurzen Nuzellus mit verhältnismässig grosser und breiter EMZ. Der Nuzellus bleibt auch nach dem Wachsen klein, das Integument geht ungefähr in der Höhe des unteren Endes der chalazalen Makrospore in den Nuzellus über, während bei *Chaerophyllum*, *Anthriscus* und *Myrrhis*, aber nicht bei *Physocaulis*, ein grosser, zellreicher basaler Teil des Nuzellus sich unter ihr befand. Der Nuzellus ist schwach kamyplotrop. Chromophile Zellen treten in der Chalaza erst spät auf, wenn die Makrospore zum Embryosack auswächst. Dann unterliegen nämlich einige Zellen gewissen Veränderungen, indem chromophile Körner in ihnen auftreten und ihre Kerne chromatinreich sind. Nach einiger Zeit sind die Zellen sehr stark chromophil, aber man kann den Kern eine Zeitlang als dunkleren Klumpen unterscheiden. Der Funikulus ist anfangs kurz, seine Längenzunahme beginnt ungefähr gleichzeitig mit der Makrosporenbildung. Der zweikernige Embryosack erfüllt den ganzen Nuzellus (Fig. 7 c), und man kann da oft keine Reste der übrigen Sporen entdecken. Die Epidermiszellen oberhalb desselben sind frühzeitig zusammengedrückt und zeigen geringere Widerstandskraft als bei den vorher beschriebenen Gattungen dieser Gruppe. In dem vierkernigen Embryosack liegen die unteren Kerne übereinander (Fig. 7 d).

Ein paar Anomalien wurden in Blütenknospen von ähnlichem Entwicklungsstadium angetroffen. Eine Samenanlage war missgebildet (Fig. 7 e), indem das Integument aussen nur wenig entwickelt und bloss ein kurzes Stück ausgewachsen war. Auf der Funikulussseite jedoch war es sehr kräftig entwickelt. Der Nuzellus

war von dem zweikernigen Embryosack durchbrochen worden, der mit seinem oberen Teil in dem Hohlraum des Ovariums lag, da das Integument ja nicht um den Nuzellus herumgewachsen war. In einem andern Merikarp war die abwärts-hängende Samenanlage degeneriert, die aufsteigende war ungewöhnlich kräftig und hatte ihren Platz ausserhalb des Ovariums zwischen den beiden Griffeln. Das Integument dieser Samenanlage war unentwickelt, der Funikulus kräftig, der Nuzellus enthielt eine Anzahl grosser Zellen, von denen zwei oder drei Makrosporen zu sein schienen.

Der Embryosack ist klein und ziemlich reich an Plasma, die Mantelschicht stets wenig entwickelt. Nur einkernige Antipoden waren zu sehen. Die Samenanlage ist kurz, verlängert sich aber allmählich, wobei jedoch der Embryosack in gleichem Masse wächst wie jene. Oberhalb des engen Mikropylkanals bildet sich auf dem Funikulus ein grosser Obturator, der quer über die Mikropyle hinüberschiesst (Fig. 7 f). Der Pollenschlauch war wenig deutlich, Stücke von ihm waren am unteren Teil des Funikulus sichtbar. Dessen Oberfläche war mit stark tangential gestreckten, nicht plasmareichen Zellen bedeckt; diese hatten verdickte Aussenwände, die die Fruchtwand unmittelbar berührten. Der Pollenschlauch wuchs an dem Obturator entlang bis hinab an dessen unteren Rand und dann zwischen Obturator und Integument bis an den engen, kaum gebogenen Mikropylkanal. Die Befruchtung wurde nicht beobachtet; in Embryosäcken, die nur ganz wenige Endospermkerne enthielten und also eben erst befruchtet waren, war keine der Synergiden chromophil. In beiden war jedoch die Vakuole verschwunden und das Zytoplasma desorganisiert, und in der einen erscheint der Kern als schwarzes Klümpchen. Irgendwelche Spur von dem Schlauchkern war dagegen nicht zu sehen. Bei anderen Pflanzen wurde er in der zerstörten Synergide beobachtet (JUEL 1907, DAHLGREN 1916). Schon vor der Befruchtung hat der Embryosack ganz bedeutend zu wachsen angefangen, vor allem in die Länge, aber auch in die Breite. Der oberste Teil des Embryosacks erweitert sich nicht, sondern zeigt sich wie ein schmalerer Teil, der von Zytoplasma mit zahlreichen Endospermkernen erfüllt ist, während an den Seiten des Embryosacks nur eine Lage Endospermkerne vorhanden ist (Fig. 7 f). Die Mantelschicht wird sehr schnell zerstört, um den Eiapparat herum bleibt sie jedoch noch etwas länger sichtbar.

Molopospermum. Einige reichlich fruktifizierende Exemplare von *Molopospermum cicutarium* DC. im hiesigen Botanischen Garten lieferten das Untersuchungsmaterial. Eine Eigentümlichkeit dieser Pflanze war, dass die aufsteigenden Samenanlagen bedeutende Grösse erreichten und sich in ihnen oft ein Embryosack bildete. Zunächst sei aber eine Beschreibung der hängenden Samenanlagen gegeben. Der Nuzellus ist ziemlich zellreich, und eine bis drei Schichten steriler Zellen waren zwischen die EMZ und die Epidermis eingeschoben. In einigen Samenanlagen degenerierte die EMZ und wurde von dem sterilen Nuzellusgewebe verdrängt. Gewöhnlich bilden sich jedoch vier Makrosporen, von denen die chalazale am längsten und schmalsten ist. Eine schräge Wand trennt oft die beiden obersten. Nachdem

das Integument um den Nuzellus herumgewachsen ist, sind die Epidermiszellen, besonders im Scheitel des Nuzellus, bald mehr oder weniger verlängert, ungefähr ebenso, wenn auch in geringerem Masse, wie bei *Didiscus*. In etwas späteren Stadien sind sie jedoch mehr oder weniger zusammengesunken. Der Nuzellus wird gewöhnlich erst an der einen Seite zerstört, bald aber folgt der ganze Oberteil und

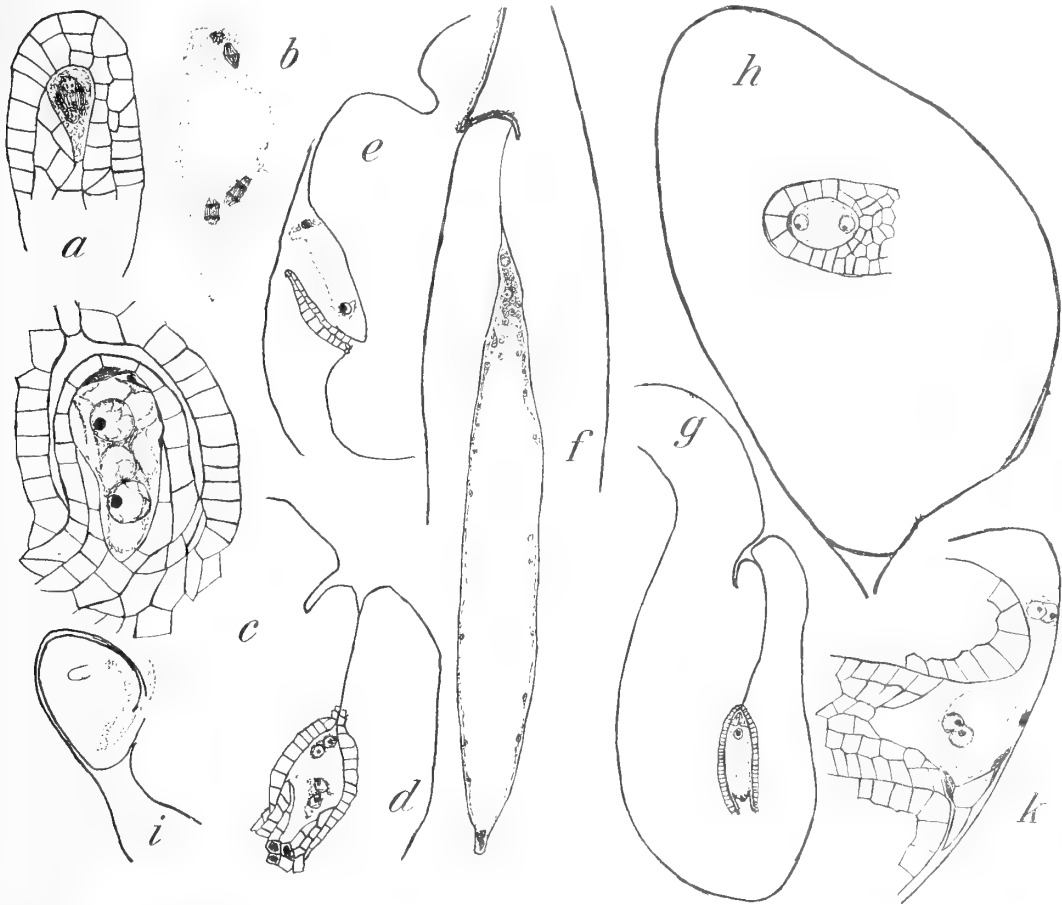


Fig. 7. *a-b Myrrhis odorata*. *a* Nuzellus mit EMZ, deren Kern sich geteilt hat. Degeneration. $\times 500$. *b* Kernteilungen im Embryosack. $\times 500$. *c-f Scandix macrorrhyncha*. *c* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. $\times 500$. *d* Samenanlage mit vierkernigem Embryosack. $\times 225$. *e* Teil einer missgebildeten Samenanlage. $\times 225$. *f* Samenanlage. Endosperm. Der Weg des Pollenschlauchs ist markiert. $\times 65$. *g-k Molopospermum cicutarium*. *g* Samenanlage mit Embryosack. $\times 45$. *h* Aufsteigende Samenanlage mit zweikernigem Embryosack. $\times 225$. *i* Desgl. Gefäßstrang markiert. Der in der Figur gezeichnete Zwischenraum zwischen Samenanlage und Fruchtwand ist in Wirklichkeit nicht vorhanden. $\times 45$. *k* Desgl. Der Embryosack wandert aus. $\times 300$.

auch der Scheitel. Auf der Seite, auf der die Zerstörung langsamer erfolgte, findet man oft eine Makrospore, wahrscheinlich die dritte, an der Seite des fertiggebildeten Embryosacks. Wenn der Embryosack älter ist, sieht man diese Spore weiter unten an seiner Basis, da hauptsächlich sein oberer Teil gewachsen ist. Ein Stück unter dem einkernigen Embryosack fanden sich in der Chalaza ein paar Mal eine oder

zwei sehr vergrösserte, plasmareiche Zellen. Offenbar waren ein paar gewöhnliche Zellen gelegentlich hypertrophiert, denn sie lagen an einer Stelle, an der der Nahrungsstrom von der Chalaza nach dem Nuzellus hinaufgeht. Die bei den anderen Apioideen in der Chalaza vorkommenden chromophilen Zellen waren bei dieser Art nicht vorhanden.

Der fertiggebildete Embryosack ist gross und von einer gut entwickelten Mantelschicht von plasmareichen, radial verlängerten Zellen umgeben. Oberhalb des Eiapparats ist kein Nuzellusrest vorhanden, wohl aber ist in der Chalaza noch ein bedeutender Teil übrig, in welchem die Antipoden hineingesteckt liegen. Diese werden zweikernig, in dem chalazalen wurden sogar drei Kerne beobachtet. In älteren Antipoden ist ein einziger stark chromophiler Kern. Ein Antipode wurde beobachtet, in dem der Kern seine Membran verloren hatte, sodass eine Gruppe chromatischer Körnchen frei in der Zelle lag. Die Polkerne verschmelzen rasch. Die Samenanlage ist sehr gross, ihr Unterteil ist nicht verlängert (Fig. 7 *g*). Der Mikropylkanal ist sehr lang und nach dem Funikulus zu gebogen. Die Befruchtung muss spät eintreten, auch in ziemlich grosse Früchten war sie noch nicht erfolgt. HOFMEISTER (1858) hat einige kurze Angaben über die Entwicklung nach der Befruchtung bei dieser Art gemacht.

Die beiden anderen Samenanlagen wachsen anfangs aufwärts nach dem Dach des Ovariums. Der Funikulus ist kurz, aber dick; in ihm bildet sich ein kräftiges Gefässbündel aus. Das Integument ist dick und während des Aufwachsens niedriger auf der der Fruchtwand zugekehrten Seite der Samenanlage. Der Nuzellus stösst in jüngeren Stadien an die Fruchtwand und ist mehr oder weniger gebogen. Er enthält eine EMZ, deren Kern in verschiedenen Prophasenstadien — Pachynema, Diakinese — gesehen wurde, der aber immer kleiner war als der Kern in der EMZ der normalen Samenanlage. Dass auf die Teilung des EMZ-Kerns eine Chromosomenreduktion folgt, ist demnach wahrscheinlich. Das dicke Integument wächst in den meisten Fällen um den Nuzellus herum (Fig. 7 *h*) und so, dass ein Mikropylkanal nicht entdeckt werden kann. Der Funikulus krümmt sich jetzt, und der Nuzellus der Samenanlage ist deshalb auswärts anstatt aufwärts gerichtet (Fig. 7 *i*). In der Samenanlage bilden sich Makrosporen, zuweilen sind es weniger als vier. Ihre gegenseitigen Grössenverhältnisse variieren, der chalazale scheint in der Regel Embryosack zu werden, doch kann dieser wahrscheinlich zuweilen aus einer der anderen entstehen. Die Entwicklung erfolgt wie in den normalen Samenanlagen, und ebenso wie dort wird der Nuzellus zuerst auf der einen Seite zerstört; hierbei fanden sich in einer Samenanlage neben dem zweikernigen Embryosack, dessen Kerne gerade in Teilung begriffen waren, zwei intakte Makrosporen. Einige Samenanlagen wurden beobachtet, in denen das Wachstum des Integumentes aufgehört hatte, sodass es nicht über den Nuzellus gewachsen war. Trotzdem wuchs der Embryosack aus, zerstörte den Nuzellus und wuchs im Hohlraum des Ovariums in der Richtung nach dessen Dach (Fig. 7 *k*). Der fertige Embryosack scheint oft gekrümmt zu sein, er enthält Eiapparat, Zentralkern und ziemlich grosse, zwei-

kernige Antipoden. In der Chalaza findet man einen grossen Überrest des Nuzellus. Die Mantelschicht ist um den oberen Teil des Embryosacks nicht ausgebildet, ihre Zellen sind umso mehr radial verlängert, je näher sie an der Chalaza liegen.

In den aufsteigenden Samenanlagen kommen oft Anomalien vor, z. B. Embryosäcke mit nur einem grossen Kern, mit degenerierten Zellen u. a. Es ist nicht undenkbar, dass eine aufsteigende Samenanlage befruchtet werden kann; in dem untersuchten Material waren jedoch die Embryosäcke in den ältesten Früchten in Degeneration, und vielleicht kann der Pollenschlauch nicht durch das zugewachsene Integument hindurchdringen. Schliesslich sei erwähnt, dass in zahlreichen Fällen diese Samenanlagen in einem frühen Entwicklungsstadium verblieben und abortierten; etwa nur ein Drittel der Samenanlagen entwickelten einen vollkommen fertigen Embryosack. Die Ausbildung der aufsteigenden Samenanlagen bei *Molopospermum* ist natürlich nicht von derselben Art wie die Anomalie, die bei verschiedenen Umbelliferen beschrieben wurde und die darin besteht, dass die in normalen Fällen abortierende Samenanlage gelegentlich in den Merikarp hinunterwachsen und dort eine genau ebensolche Ausbildung erhalten kann wie die normale (siehe *Drusa*).

Scandicineae—Caucalinae.

Torilis. Bei *Torilis nodosa* GAERTN. sind die rudimentären Samenanlagen ziemlich gross; sie haben einen breiten Nuzellus während das Integument sich besonders auf der abaxialen Seite der Samenanlage entwickelte. Der Nuzellus enthielt oft eine EMZ mit Kern in Synapsis. In etwas älteren Stadien war oft statt ihrer eine grosse plasmareiche Zelle mit grossem Kern ohne Prophasenstruktur vorhanden (Fig. 8 a). Ob dies ein einkerniger Embryosack war, lässt sich nicht sagen. Jene Zelle war wahrscheinlich durch direkte Umwandlung der EMZ entstanden, indem deren Kern von neuem in das Ruhestadium übergegangen war wie z. B. bei gewissen apogamen Pflanzen (STRASBURGER 1910). In zahlreichen Blütenknospen bildeten sich hier plasmaarme Makrosporen. Bei der Anthese sind sie degeneriert. Die Zellen der Samenanlage sind dann arm an Plasma mit Ausnahme der Integumentepidermiszellen, die plasmareich sind. Die Samenanlage füllt dann noch den oberen Teil des Merikarps aus.

Die erste Entwicklung der hängenden Samenanlagen erfolgt sehr früh. In den kleinsten untersuchten Blütenknospen waren die Makrosporen bereits gebildet. Der Nuzellus war auch in seinem basalen Teil klein und schmal. Von den degenerierenden Makrosporen persistiert in der Regel die oberste am längsten; sie verwandeln sich direkt in stark färbbare Massen, ohne zu wachsen. Der Nuzellus wird ringsherum zerstört, auch im Scheitel, und danach beginnt das Hauptwachstum des Embryosacks. Nach den letzten Kernteilungen liegen die vier Kerne in jedem Ende sehr dicht beisammen. Die Synergiden sind lang und spitz, in der Eizelle sind keine chromophilen Körnchen, die Polkerne verschmelzen in der Mitte des Embryosacks, wo der Zentralkern eine Zeitlang liegen bleibt, bevor er seinen Platz am

Eiapparat einnimmt. Der obere Polkern war ein grosses Stück gegen die Chalaza gewandert, während der untere noch auf seinem ursprünglichen Platze lag. Die Antipodenkerne teilen sich in der Regel, wobei die höchste beobachtete Kernzahl in einem Antipoden vier betrug. Der Embryosack ist lange vor der Anthese gebildet und wächst die ganze Zeit weiter. Die Mantelschichtzellen sind plasmareich, aber ziemlich klein. In der Chalaza ist ein ganz kleiner Überrest des Nuzellus vorhanden. Die Griffel sind sehr kurz, wachsen nach der Anthese nicht aus, und schon früh finden sich gekeimte Pollenkörner auf den Narben. Das Leitungsepithel auf dem Funikulus besteht aus sehr plasmareichen Zellen.

Während der Endosperm bildung sammelt sich im oberen Teil des Embryosacks eine grosse Menge Zytoplasma mit zahlreichen Kernen. Hier sind später die Endospermzellen sehr reich an Plasma. Die zentrale Vakuole war noch nicht mit Endosperm gefüllt, als auf der Rapheseite des Samens drei Schichten Endospermzellen (eine aus plasmareichen Zellen, eine aus plasmaarmen, verlängerten und eine innerste aus plasmaarmen, kurzen Zellen) und auf seiner Dorsalseite zwei Zellschichten (beide plasmaarm, die innere verlängert) gebildet waren; ein fünfzelliger Embryo war zwischen den plasmareichen Endospermzellen im oberen Teil dieser Samenanlage eingebettet. Tafelfigur *a* zeigt einen Embryo mit zwei langen Keimblättern und zwischen ihnen die Plumula, das fertig gebildete Endosperm ist ebenfalls sichtbar.

Orlaya. Untersucht wurden *Orlaya grandiflora* HOFFM. und *O. platycarpa* KOCH. In den männlichen Blüten bildet sich eine kleine Vertiefung im Blütenboden, aber keine Griffel. In den zwitterigen Blüten hatten die aufsteigenden Samenanlagen dieselbe Grösse wie bei *Torilis* und enthielten jung eine EMZ. Nach einiger Zeit ist wie bei *Astrantia* u. a. die EMZ verschwunden, und eine Gruppe von Zellen in der Chalazaregion der Samenanlage wird stark chromophil. Kurz vor der Befruchtung sind sämtliche Nuzelluszellen stark chromophil, und es werden — wie bei vielen anderen Umbelliferen — ihr Inhalt wie ihre Wände von Phlorogluzin-Salzsäure stark gefärbt, während sich dagegen das Integumentgewebe jetzt noch weiter entwickelt, indem die Zellen noch mehr als bei *Torilis* auf der Innen- und Unterseite der Samenanlage stark verlängert und plasmareich werden.

In den hängenden Samenanlagen war der Nuzellus grösser und zellreicher als bei *Torilis*. Im Scheitel des Nuzellus waren bei *O. platycarpa* die Epidermiszellen grösser als bei *O. grandiflora* und konnten sich teilen. Oberhalb des jungen Embryosacks finden sich kurze Zeit Epidermisreste, und manchmal kann eine Spore persistieren. Der vierkernige Embryosack ist sehr schmal; die Erweiterung des Raumes im Integument erfolgt erst nach einiger Zeit. Da erweitert sich auch der Teil des Integuments, der an dem ziemlich grossen basalen Nuzellusteil liegt, und dieser schiebt sich dann frei in den Embryosack hinein (Fig. 8 *b* und *c*). Auf ihm liegen die Antipoden, und die Bildung erhält dadurch Ähnlichkeit mit dem Postament der Ranunculaceen, das jedoch im Nuzellus liegt und sich durch Fortschmelzen der angrenzenden Teile des Nuzellus bildet (Huss 1906). Der Kern der Antipoden teilt sich, und diese werden oft dreikernig. Zur Zeit der Befruchtung verschmelzen

die Kerne. Die Mantelschicht ist schwach entwickelt, ihre Zellen nicht plasmareich. Der Embryosack ist lange vor der Anthese gebildet und wächst, bevor sie eintritt, ebenso wie die Samenanlage bedeutend. Nach einiger Zeit ist er ziemlich breit, nimmt dann stark an Länge zu, und wird schwach kampylotrop. Der Mikropylkanal ist ziemlich kurz, auf dem unteren Teil des Funikulus befinden sich ein oder zwei obturatorähnliche Auswüchse.

Bei *O. grandiflora* war der Pollenschlauch ungewöhnlich grob und stark färbbar, und sein Weg konnte besser verfolgt werden. In der Tela conductrix des Griffels war er schwer zu sehen, deutlich dagegen zwischen den verlängerten plasmareichen Zellen, die das Gewebe zwischen dem Dach des Ovariums und der oberen Fläche der Scheidewand bilden. Hier wuchs er in die Kreuz und Quere, dann zwischen die obere Samenanlage und das leitende Gewebe auf dem horizontalen Teil des Funikulus, nachher abwärts an diesem letzteren entlang zwischen ihm und der Fruchtwand (Fig. 8 d). Beim Übergang zum Mikropylkanal ist immer eine grössere Menge des Pollenschlauches noch vorhanden; offenbar ist seine Bewegung hier etwas aufgehalten worden. In einer Samenanlage wurden ungefähr 1000 (wohl 1024) Kernteilungen gleichzeitig im Endosperm gesehen. Die Eizelle war noch ungeteilt, das Postament sichtbar und an seiner Basis hatten ziemlich viele Zellen verholzte Wände.

Coriandreae.

Coriandrum. Die aufsteigende Samenanlage ist bei *Coriandrum sativum* L. ziemlich gross und liegt in Kontakt mit Dach und Wand des Merikarps. Sie hat einen breiten, niedrigen Nuzellus, das Integument hat nur Platz, sich auf der Unterseite der Samenanlage zu entwickeln. Die Integumentzellen machen hier später keine Veränderungen durch. Im Nuzellus war eine EMZ, deren Kern in Synapsis, Pachynema, diakineseartigen Stadien beobachtet wurde. Die EMZ degenerierte oft. In älteren Samenanlagen fand sich auf ihrem Platz ebenso wie bei *Torilis* zuweilen eine grosse, plasmareiche Zelle mit grossem Kern ohne Prophasenstruktur. Diese oder der Kern der EMZ kann sich teilen, und der Kernteilung folgt keine Wandbildung, was zur Folge hat, dass man im Nuzellus eine grosse zweikernige oder gewöhnlich vierkernige Zelle antrifft, deren Kerne dicht beisammen liegen (Fig. 8 e). Diese Zelle degenerierte dann. Ähnliche Verhältnisse herrschen nach ASPLUND (1920) bei einigen *Valeriana*-Arten: während sich in den normalen Samenanlagen vier Makrosporen bilden, entsteht bei der Teilung des EMZ-Kerns in den rudimentären Samenanlagen eine vierkernige Zelle, die bei einer Art degeneriert, bei anderen sich weiter entwickelt, indem weitere Kernteilungen erfolgen.

Im Nuzellus der normalen Samenanlage finden Teilungen in den bei der EMZ liegenden Zellen statt, sodass sterile Nuzelluszellen sogar in Höhe der obersten Makrospore liegen. Die chalazale Makrospore besitzt eine lange, schmale Verlängerung nach unten (Fig. 8 f). Die oberste Makrospore, die in der Regel klein zu sein pflegt, war in einer Samenanlage sehr gross geworden. Der junge zwei- und

vierkernige Embryosack befreit sich vom Nuzellus, aber dies geschieht hier auf verschiedene Weise. Zuerst werden die seitlich liegenden sterilen Zellen bis an die Epidermis heran zerstört. Dann kann der Embryosack gerade in die Höhe wachsen, wobei er die Makrosporen verdrängt und den Nuzellus am Scheitel oder nahe daran durchbricht (Fig. 8 *g*). Die seitlichen Epidermiszellen bleiben rings um den untersten Teil des Embryosacks erhalten, gewöhnlich ein wenig zur Seite geschoben.

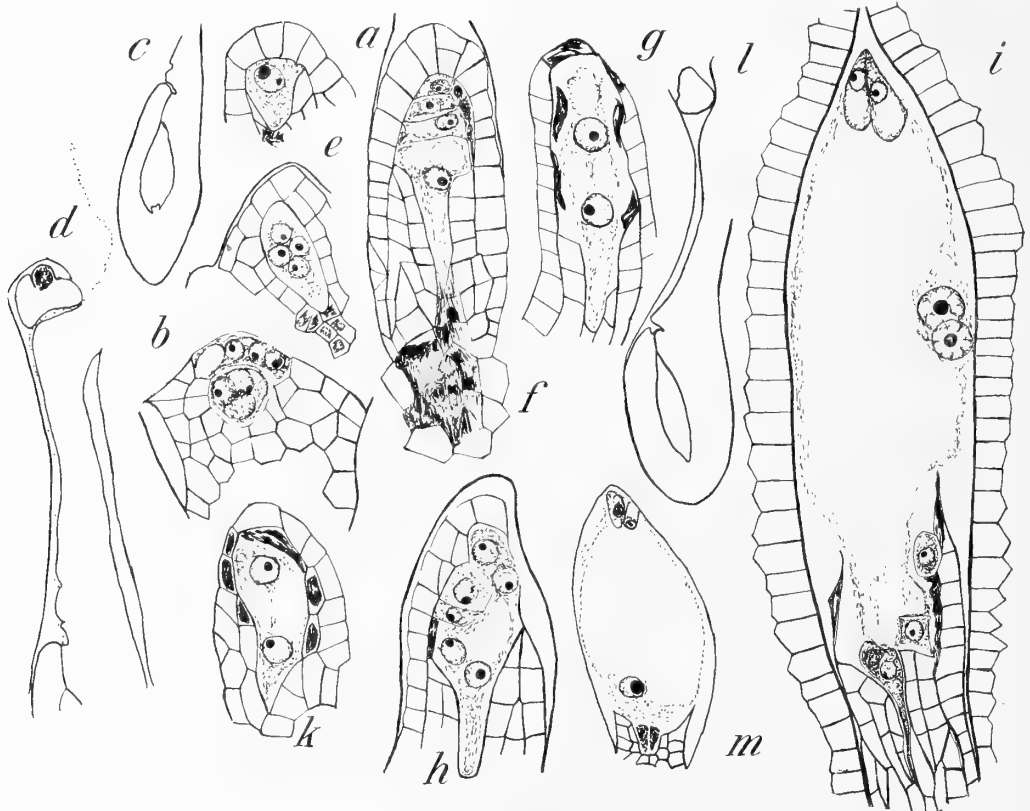


Fig. 8. *a* *Torilis nodosa*. Oberteil des Nuzellus einer aufsteigenden Samenanlage. $\times 500$. *b-d* *Orlaya grandiflora*. *b* »Postament«. $\times 500$. *c* Samenanlage, deren Embryosack noch ziemlich jung ist. $\times 45$. *d* Weg des Pollenschlauches. Aufsteigende Samenanlage und Funikulus lagen in Wirklichkeit dicht an der Fruchtwand. $\times 45$. *e-i* *Coriandrum sativum*. *e* Nuzellus von aufsteigender Samenanlage. $\times 500$. *f* Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. *g* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. $\times 500$. *h* Nuzellus mit vierkernigem Embryosack, der ausbricht. $\times 500$. *i* Embryosack; eine Makrospore persistiert. $\times 500$. *k-l* *Bifora testiculata*. *k* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. $\times 500$. *l* Fruchtknotenfach mit Samenanlagen. $\times 45$. *m* *Smyrniun perfoliatum*. Embryosack. $\times 225$.

Jedoch konnte der Embryosack den Nuzellus auch an der Seite durchbrechen, ehe er die übrigen Makrosporen verdrängt hatte (Fig. 8 *h*). Die übriggebliebene Nuzellusepidermis erstreckte sich in diesem Fall auf der einen Seite höher hinauf, und eine, zwei oder gar alle die oberen Makrosporen persistierten an der Basis des Embryosacks (Fig. 8 *i*). Auf welche Weise auch der Nuzellus zerstört wurde, die Antipoden bleiben doch unten in seinem restierenden Teil liegen. Es ist vielleicht

nur ein Zufall, dass die letztere Zerstörungsweise die gewöhnlichere in dem 1921 fixierten Material war, die erstere dagegen in dem 1922 fixierten. Indes konnten bei einer und derselben Blüte Makrosporen in der einen Samenanlage persistieren, während in der anderen beim fertigen Embryosack keine mehr vorhanden waren.

Der fertige Embryosack hat schon, wenn er neugebildet ist, eine bedeutende Grösse. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Die Antipoden scheinen die ganze Zeit über einkernig zu bleiben, und der chalazale hat eine ungewöhnliche Länge (Fig. 8 *i*), was daher kommt, dass er aus dem langen, schmalen Teil des Embryosacks ausgeschnitten ist. Das Verschmelzen der Polkerne wird etwas verzögert; bisweilen wurden in einem Embryosack sogar einige Zeit nach der Anthese die Polkerne unter dem Eiapparat liegend angetroffen. Sie waren dann bedeutend gewachsen. Die Synergiden sind lang, chromophile Körperchen treten zuweilen schon vor der Befruchtung in der Eizelle auf. Der Mikropylenkanal ist ziemlich kurz, fast gerade und auf dem Funikulus findet man oft obturatorartige Auswüchse. In der Chalaza ist eine Zellpartie mit verdickten Wänden, die an das untere Ende des Embryosacks grenzt, da sich die darüberliegenden Nuzelluszellen teilweise auflösen. Das chalazale Ende des Embryosacks weitet sich nicht nach der Befruchtung. BOCHMANN (1901, S. 41 ff.) hat die Veränderungen in Integument und Fruchtwand nach der Befruchtung studiert. Auch das Verhalten der Mantelschicht beschreibt er, und er hat konstatiert, dass eine dünne Kutikula die an den Embryosack grenzende, verdickte Wand der Mantelschichtzellen bekleidet.

Bifora. *Bifora testiculata* DC. hat ziemlich grosse aufsteigende Samenanlagen, die wie bei der vorigen Art erst in Kontakt mit der Fruchtknotenwand, später aber freier liegen. Der EMZ-Kern teilte sich nicht. In den jüngsten der untersuchten hängenden Samenanlagen enthielt der Nuzellus vier Makrosporen. Er war ziemlich kurz, aber breit (Fig. 8 *k*). Der Nuzellus wird auf der einen Seite schneller zerstört. Am Eiapparat persistiert kein Nuzellusrest. Die Antipoden waren oft mehrkernig, und zuweilen konnte übrigens ihre Zahl zunehmen. Der Embryosack bildete sich sehr früh und hatte dieselbe Form wie bei *Coriandrum*. Die Mantelschicht war gut entwickelt, der Mikropylenkanal kurz und gerade. Nach der Befruchtung werden wie bei *Coriandrum* die Mantelschichtzellen gross, plasmaarm und werden tangential geteilt, und in Samenanlagen, in denen keine Befruchtung stattgefunden hatte, war ihre Entwicklung besonders kräftig, indem sie in den degenerierenden Embryosack hineinwuchsen, ihn teilweise verdrängten und zahlreiche Teilungen durchmachten. Stärke findet sich in grosser Menge in den verschiedenen Teilen der Frucht, im Integument sowie im Funikulus, doch nicht in dessen Epidermis.

Auf den Narben waren nach der Befruchtung zahlreiche Pollenkörner vorhanden. Nur einige wenige von ihnen hatten einen ordentlichen Pollenschlauch ausgesandt. Bei vielen war der Inhalt ein sehr kleines Stück aus den drei Keimlöchern herausgetreten, bei anderen wiederum war er überhaupt nicht sichtbar. Zerstörte, chromophile Zellen bezeichnen den Weg, den der Pollenschlauch in den Griffeln zurückgelegt hat. Das Dach des Ovariums ist nicht vollständig mit der Scheide-

wand verwachsen. Der Pollenschlauch wächst wie bei *Orlaya* zwischen den plasmareichen Zellen daselbst, dann weiter zwischen der Unterseite der rudimentären Samenanlage und dem Funikulus, bevor er auf der vertikalen Teil des letzteren heraustritt, der von plasmareichen Epidermiszellen bedeckt ist. Oberhalb der Mündung des Mikropylkanals ist der Funikulus dick und hat eine obturatorartige Ausbildung (Fig. 8 l).

Smyrnieae.

Smyrnum. Von *Smyrnum perfoliatum* L. wurden ziemlich wenige Blüten untersucht. In den jüngsten Blütenknospen, die von Seitendolden hoher Ordnung entnommen waren, waren die Samenanlagen abnorm: das Integument war degeneriert, der Nuzellus dagegen gross, wenn auch unregelmässig, und eine seiner Zellen war gross, plasmaarm und hatte einen grossen Kern. Sie repräsentierte wahrscheinlich die Archesporelle. In den normalen Samenanlagen war der Nuzellus ziemlich kurz, aber zellreich, und die Makrosporen waren oft schwer zu entdecken. Die beiden obersten scheinen sehr vergänglich zu sein, die dritte hatte zuweilen den Charakter eines einkernigen Embryosacks. Der neugebildete Embryosack ist breit, schwach kampylotrop und von einer wohl entwickelten Mantelschicht umgeben. Über ihm findet man kurze Zeit einen unbedeutenden Nuzellusrest, während ein grosser in der Chalaza vorhanden ist. Die Antipoden sind oft zwei- oder mehrkernig. Gewöhnlich liegen zwei längere Antipoden nebeneinander (Fig. 8 m). Der abwärts verlaufende Teil des jungen Embryosacks ist bei dieser Pflanze ziemlich breit, und infolgedessen konnten zwei Antipoden aus ihm ausgeschnitten werden. Die Polkerne lagen mitunter in Berührung unmittelbar über den Antipoden, und dort befand sich auch der Zentralkern in einem Embryosack, der einer Blüte angehörte, in der die Anthese beendet war. Die Polkernverschmelzung scheint jedoch in der Regel weiter oben im Embryosack zu erfolgen. Der Mikropylkanal ist gebogen. Die Samenanlage füllt stets den ganzen Merikarp aus, das Integument ist dick. Unmittelbar oberhalb der Mikropyle befindet sich ein Obturator, der nicht lakunär ist, sondern aus langen palissadenförmigen Zellen besteht.

Die Epidermiszellen auf den Narben sind in ihrem äusseren Teil papillenförmig, und ein typisches Prismenepithel ist also bei dieser Art nicht vorhanden. Nach der Befruchtung wächst das Integumentgewebe auf der Rapheseite der Samenanlage bedeutend, und die ausserhalb der Mantelschicht liegenden Zellen werden dabei in hohem Grade vergrössert. Wenn die Zellbildung auf der Rapheseite des Endosperms erfolgt und der allerobere Teil des Embryosacks mit Endospermgewebe gefüllt ist, besteht das Endosperm im übrigen nur aus einer dünnen Plasmaschicht mit zerstreuten Kernen. Der Embryo bestand dann aus einer einfachen Zellreihe von zehn plasmaarmen Zellen; er lag horizontal im Endosperm. Einige Endospermkerne zeichneten sich in etwas späteren Stadien durch sehr bedeutende Grösse aus, wahrscheinlich waren sie hypertrophiert.

Physospermum. Auch von *Physospermum aquilegifolium* Koch wurde nur ein geringes Material untersucht. Die rudimentären Samenanlagen wurden gross und enthielten eine EMZ, die sich jedoch nicht zu teilen schien (Fig. 9 a). Wenn die normalen Samenanlagen noch gerade sind und schräg nach unten weisen (Fig. 9 b), enthalten sie eine deutliche, breite Archesporezelle mit grossem Kern. Die EMZ ist gross und teilt sich erst, wenn die Samenanlage umgewendet und das Integument über den Nuzellus gewachsen ist (Fig. 9 c). Dieser ist von ungewöhnlicher Grösse und hat eine bis zwei Zellschichten auch zwischen den oberen Makrosporen und der Epidermis (Fig. 9 e). Die Entwicklung erfolgte in den beiden Merikarpen oft



Fig. 9. a–f *Physospermum aquilegifolium*. a Aufsteigende Samenanlage. $\times 225$. b Auswachsende Samenanlage. $\times 80$. c Samenanlagen (enthielten EMZ). $\times 45$. d Samenanlage mit Embryosack. $\times 45$. e Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. f Missgebildeter Merikarp. $\times 45$. g–k *Conium maculatum*. g Nuzellus mit Makrosporen (ausserdem waren 2 EMZ vorhanden). $\times 500$. h Nuzellus mit vierkernigem Embryosack. $\times 500$. i Synergiden und persistierender Nuzellusscheitel. $\times 500$. k Samenanlage mit Embryosack. $\times 45$.

mit verschiedener Geschwindigkeit: in einer Blütenknospe war die eine EMZ in heterotyper Metaphase, in der anderen Samenanlage war die Makrosporenbildung beendet. Die unterste Makrospore wurde beobachtet, als sie im Begriff war, zum Embryosack auszuwachsen, aber es ist nicht unmöglich, dass zuweilen die oberste den Embryosack bilden kann. Die folgenden Entwicklungsstadien fehlten jedoch. Der Embryosack ist gross ohne Nuzellusrest im oberen Teil, während in der Chalaza der grosse basale Teil des Nuzellus noch vorhanden ist. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Der Kern der Antipoden teilt sich oft. Die Samenanlage ist ungewöhnlich gross (Fig. 9 d) und hat einen langen, gebogenen Mikropylkanal, der in

seinem unteren Teil ziemlich weit ist. Auf dem Funikulus finden sich oft obturator-artige Auswüchse, die dadurch entstanden sind, dass seine äusseren Zellager sich von den inneren losgelöst und sich ausgebuchtet haben. Missgebildete Fruchtknoten waren gewöhnlich. In einem, der seiner Grösse nach Samenanlagen mit Makrosporen hätte enthalten dürfen, war der Hohlraum sehr klein — er war nämlich mit Parenchymgewebe beinahe ausgefüllt — und enthielt sehr kleine, noch nicht gewendete Samenanlagen mit EMZ; das Integument war gerade eben erst angelegt. In einer anderen Blüte war der eine Griffel nach dem Rande des Blütenbodens verschoben und hatte sich stark vergrössert (verlaubt); zwischen den Griffeln lag eine grosse Samenanlage, deren Makrosporen jedoch degeneriert waren (Fig. 9 *f*). In dem entsprechenden Merikarp befand sich nur eine einzige missgebildete Samenanlage.

Conium. Bei *Conium maculatum* L. enthalten die auswachsenden breiten Samenanlagen mehrere grosse hypodermale Zellen, und in den hängenden Samenanlagen bildeten sich immer mehrere, gewöhnlich drei, EMZ aus; ausserdem war oft eine grosse, plasmareiche Zelle vorhanden, die den Charakter einer Archesporzelle hatte. Die EMZ waren gross, ihr unteres Ende stand in Kontakt mit einer Gruppe chromophiler Zellen. Bevor das Integument über den Nuzellus gewachsen war, hatten sich gewöhnlich ein paar EMZ geteilt. In der Regel teilen sie sich aber nicht gleichzeitig. Die zuerst entstandene Makrosporentetrade ist die grösste (Fig. 9 *g*) und aus ihrer chalazalen Zelle bildet sich der Embryosack. Die übrigen Makrosporen degenerieren in der Regel schnell. Eine EMZ pflegt verdrängt zu werden. Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel machen immer mehrere perikline Teilungen durch. Während der vierkernige Embryosack den Nuzellus rings herum an den Seiten zerstört, leistet der grosse obere Teil stärkeren Widerstand (Fig. 9 *h*). Während sich jedoch der Hohlraum des Integuments verlängert, wird er in die Höhe geschoben und bleibt an der inneren Mündung des Mikropylkanals liegen. Hier persistiert er zuweilen so lange, dass er den Eiapparat eine Zeitlang verhindert, seinen natürlichen Platz einzunehmen, sodass derselbe zwischen Nuzellusscheitel und Integument liegt (Fig. 9 *i*). Manchmal persistieren neben dem Eiapparat auch ein paar obere Makrosporen.

Der Embryosack ist ziemlich gross; am breitesten unterhalb der Mitte (Fig. 9 *k*). Die Mikropylkanal ist kurz und kaum gebogen. In einigen Samenanlagen wurde der Funikulus bei der Mikropyle sehr verdickt, wodurch die Mikropylaröffnung auswärts nach der Ovarialwand zu gerichtet wurde. Gewöhnlich ist der Funikulus wie bei *Smyrniun* ausgebildet. Die Mantelschicht ist gut entwickelt, das Integument dick. Die Antipoden liegen frei, da die angrenzenden Nuzelluszellen sich teilweise aufgelöst haben (wie bei *Coriandrum*), der chalazale ist ziemlich lang, die oberen klein. Sie scheinen einkernig zu bleiben. In der Chalaza hatten einige Zellen verdickte und verholzte Wände. Die abortierten Samenanlagen waren immer klein. Die Aussenwand der Zellen des Narbengewebes ist gewölbt. Eine Anzahl Früchte wurden untersucht. In den jüngsten, die seitlichen Dolden höherer Ordnung entnommen waren, fanden sich degenerierte Samenanlagen. In den älteren waren

Endosperm und Embryo vorhanden; dieser bestand in den ältesten untersuchten Früchten aus einem Suspensor aus kleinen, plasmareichen Zellen sowie einer Embryokugel. Der Suspensor war mittellang, etwas gekrümmt und bestand aus zwei Zellreihen. Vom Integument war — ausser auf der Rapheseite des Samens — nur die Epidermis übrig, die fest mit der innersten Schicht der Fruchtwand verbunden war. Diese Schicht bestand aus grossen, ein wenig radial verlängerten Zellen, die reichliche Mengen eines gelbbraunen Öls enthielten.

Ammineae—Carinae.

Bupleurum. Einem im hiesigen Botanischen Garten perennierenden Exemplar *Bupleurum aureum* FISCH. wurden Blüten zur Untersuchung entnommen. Da die Makrosporen gewisse Eigentümlichkeiten zeigten, wurden zu Vergleichszwecken *B. junceum* L., *ranunculoides* L. sowie eine unbestimmte Art fixiert, die sämtlich im gleichen Jahre im Garten gesät worden waren. *B. aureum* wird zuerst beschrieben. Die abortierenden Samenanlagen, anfangs ziemlich gross, waren zur Zeit der Befruchtung klein. In den hängenden Samenanlagen ist die EMZ ziemlich kurz, aber in ihrem oberen Teil breit und füllt dort den Nuzellus aus. Die unter der EMZ liegende Zelle ist zuweilen gross. In einigen Blütenknospen, zumal in später hervorkommenden Blütendolden, war der Nuzellus breiter und hatte mehrere grosse Zellen in seinem Innern. Einmal waren zwei EMZ mit Kern in Synapsis vorhanden. Es dauert lange, ehe sich die EMZ teilt, die Umkehrung der Samenanlage pflegt dann vollendet zu sein. Die Wand zwischen den beiden Dyadenzellen nimmt oft sehr an Dicke zu. Nach den homotypen Kernteilungen wurden jedoch keine Zellwände angelegt, wodurch zwei zweikernige Zellen gebildet wurden. In der oberen lagen die beiden Kerne zuweilen in gleicher Höhe, in der unteren lagen sie immer übereinander. Hier bildet sich bald eine Vakuole zwischen den beiden Kernen, während sie auseinander wandern, und indem die Zelle wächst, hat sie binnen kurzem den Charakter eines zweikernigen Embryosacks. In der oberen Zelle bildet sich gewöhnlich, aber vielleicht nicht immer, auch eine Vakuole (Fig. 10 a). Die Entwicklung des Embryosacks erfolgt also nach dem Scillatypus (über die Terminologie siehe PALM 1915), der dadurch gekennzeichnet ist, dass zwei Makrosporen, hier die beiden chalazalen, den Embryosack bilden. Dieser Typus und Variationen desselben sind bei verschiedenen Pflanzen beschrieben worden, meist Monokotylen und Kompositen (s. PALM 1915 und 1922 a), auch bei *Lycopsis arvensis* (SVENSSON 1922). Bei *B. aureum* scheint die Teilung des Kerns der oberen Dyadenzelle ausbleiben zu können, denn oberhalb des zwei- oder vierkernigen Embryosacks lag oft eine grosse Spore mit nur einem Kern (Fig. 10 b). In zahlreichen Samenanlagen fanden sich Unregelmässigkeiten. Die Makrosporen degenerierten oder waren unregelmässig orientiert, und es ist möglich, dass Abweichungen von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang vorkommen. Vier abgegrenzte Makrosporen wurden jedoch nie beobachtet.

Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel pflegen sich periklin zu teilen, und dieser Teil des Nuzellus persistiert oberhalb des Eiapparats noch nach der Befruchtung. Am unteren Ende eines achtkernigen Embryosacks waren die drei Antipoden schon von diesem abgegrenzt, während am anderen Ende erst die Polfäden zwischen

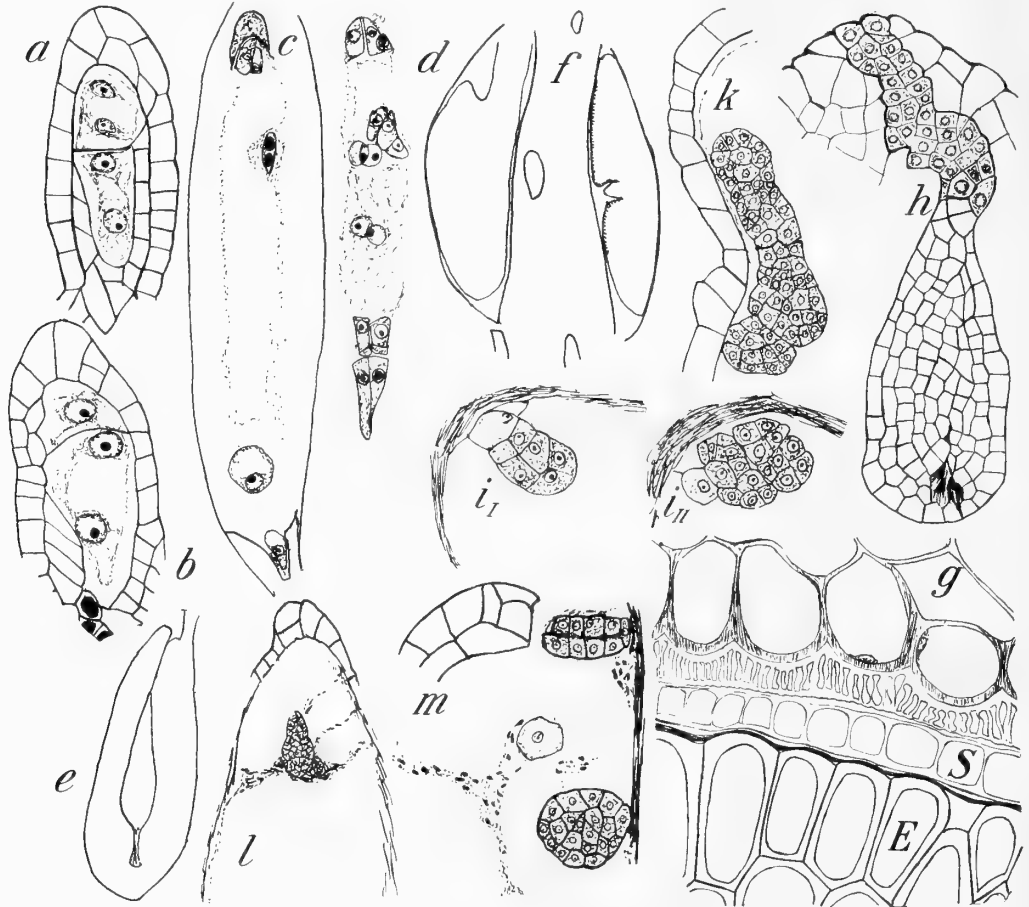


Fig. 10. *a-c Bupleurum aureum*. *a* Nuzellus nach der Makrosporenbildung. $\times 500$. *b* Desgl. $\times 500$. *c* Befruchteter Embryosack. In der Zeichnung etwas verkürzt. $\times 225$. *d* *B. ranunculoides*. Zwei vollständige Embryosäcke bildeten sich. $\times 300$. *e* *Petroselinum sativum*. Samenanlage. $\times 45$. *f-m Ammi majus*. *f* Ovarium mit apotroper Samenanlage. $\times 65$. *g* Längsschnitt, die aneinandergrenzenden Teile des Samens und der Fruchtwand zeigend; *S* = Samenschale, *E* = Endosperm. $\times 500$. *h* Embryo mit angrenzenden Endospermzellen. $\times 300$. *i*_I *i*_{II} Zwei Schnitte durch den oberen Teil einer Samenanlage mit Adventivembryonen. $\times 300$. *k* Desgl. $\times 225$. *l* Der Adventivembryo liegt unten im Samen. $\times 80$. *m* Adventivembryo und eigentlicher Embryo, letztere in der abnorm weiten Mikropyle. $\times 300$.

den Kernen als Einleitung zur Zellbildung vorhanden waren. Der neugebildete Embryosack ist klein und schmal, wächst aber sehr stark vor der Befruchtung. Die Mantelschicht ist anfangs ziemlich schlecht entwickelt. Der Kern der Antipoden teilt sich recht selten. Die Teilung pflegt dann von einer Wandbildung begleitet zu sein. Der chalazale Antipode ist ziemlich lang. Der grosse basale Rest des Nu-

zellus bleibt lange intakt und ragt in späteren Stadien wie ein Postament in den Embryosack hinein. Die Antipoden verhalten sich in einer von den übrigen Umbelliferen abweichenden Weise, indem sie keine Umwandlungen erleiden. Noch wenn mehrere Endospermkerne gebildet sind — ältere Stadien wurden nicht gesehen — hat ihr Kern das gleiche Aussehen wie in dem jungen Antipoden, und auch das Zytoplasma ist nicht chromophiler geworden. Bei und nach der Befruchtung liegt mindestens einer, doch oft alle Antipoden frei ein Stück weiter oben im Embryosack (Fig. 10 c). Es ist ungewiss, ob sie selbst, während sie noch lebten, dorthin gewandert sind, oder ob jene Lage daher kam, dass sie beim Präparieren des Materials, z. B. bei der Fixierung oder Einbettung, in den Embryosack hinaufgeraten waren. Für ersteres spricht der Umstand, dass der (oder die) oben im Embryosack liegenden Antipoden oft so gross waren (Fig. 10 c), dass sie in dem Postament nicht Platz hatten, sondern gewachsen sein müssen nachdem sie ihren ursprünglichen Platz verlassen hatten. In einigen Embryosacken lagen sie noch im Postament, aber sehr lose inseriert, sodass sie bei einem Druck auf das Deckglas in den Embryosack hinauffrüschten.

Der untere Polkern war in einigen Fällen kleiner als der obere, gewöhnlich aber sind beide gleich gross. Der Mikropylkanal ist von mittlerer Länge, gebogen und wird von der schnabelartig verlängerten Spitze des Integuments gebildet. Ziemlich oft kam es vor, dass der Embryosack nicht befruchtet wurde. Er wächst trotzdem, und die Zellen der Mantelschicht persistieren lange, sind gross und wachsen in den Embryosack hinein. Dieser zeigt übrigens, wenn er befruchtet wird, zuweilen gewisse Eigentümlichkeiten. Ziemlich häufig traf man zwei grosse Kerne in Kontakt, die in verschiedenen Embryosäcken in verschiedener Höhe lagen; sie hatten Ähnlichkeit mit persistierenden Polkernen. Solche waren jedoch in etwas jüngeren Embryosäcken nicht zu sehen, weshalb es am wahrscheinlichsten ist, dass der befruchtete Zentralkern sich amitotisch geteilt hat. Ein verlängerter Zentralkern mit zwei Nukleolen wurde nämlich in einem alten Embryosack beobachtet (Fig. 10 c). Bei *Nicotiana* hat PALM gesehen (1922 b), dass der befruchtete Zentralkern bisweilen eine langgestreckte, hantelförmige Gestalt annimmt »as if dividing amitotically« (l. c. S. 17); spätere Entwicklungsstadien wurden nicht gefunden. In einer Blütenknospe fanden sich zwei normal entwickelte hängende Samenanlagen im selben Merikarp. Die obere war abwärts gewachsen.

Bei *B. junceum* wurden vier Makrosporen ausgebildet. Der fertige Embryosack war lang und schmal, Befruchtung trat nicht ein, sondern die Samenanlagen degenerierten, wobei die Früchte nicht wuchsen; ein Ansatz zu Parthenokarpie war also nicht vorhanden. Im Nuzellus der unbestimmten *Bupleurum*-Art bildeten sich vier Makrosporen, die Scheidewände waren jedoch oft sehr schwer zu sehen. Der Nuzellus war lang und schmal. In den Blütenknospen von Seitendolden höherer Ordnung teilte sich die EMZ nicht, ja ihr Kern ging niemals in Prophase über, obwohl die EMZ volle Grösse erreicht hatte und in gewöhnlichen Fällen der Kern in Synapsis war, als die EMZ noch kurz war. Sie war offenbar in Degeneration. Auch bei dieser Art fand keine

Befruchtung statt. *B. ramunculoides* wurde allzuspät fixiert, als dass die Makrosporenverhältnisse hätten studiert werden können. Ein zweikerniger Embryosack mit einer oben liegenden grossen Makrospore wurde beobachtet. Eine Samenanlage enthielt zwei vollständige, noch ziemlich junge Embryosäcke von gleichem Aussehen, die nebeneinander lagen (Fig. 10 *d*). Der Eiapparat des einen lag etwas weiter unten; zwei lange Antipoden lagen nebeneinander in der Chalaza usw. Die Polkerne waren noch nicht verschmolzen. Die Befruchtung geschah bei dieser Art normal, und die Endosperm- und Embryobildung zeigte keine Abweichungen. Im Herbst wuchsen ein paar neue Sprosse mit Blüten hervor, und einige der Blüten wurden fixiert. Die Makrosporen, die zu sehen waren, schienen in Degeneration zu sein, und nur eine Scheidewand war deutlich, die anderen undeutlich. Dies beruhte vielleicht auf Degeneration, und man darf wohl annehmen, dass vier abgegrenzte Makrosporen in normalem Fall ausgebildet werden. Auch die Embryosäcke schienen degeneriert zu sein. In einem Embryosack lagen zwei grosse Polkerne gleich hoch unmittelbar unter dem Eiapparat in Kontakt mit diesem.

Petroselinum. Die Entwicklung der abortierenden Samenanlagen hört bei *Petroselinum sativum* HOFFM. ebenso wie bei den meisten übrigen, im folgenden beschriebenen Angehörigen dieser Gruppe sehr früh auf. Keine EMZ ist vorhanden, und eine grosse Zahl ihrer Zellen werden stark chromophil. Der Nuzellus in den normalen Samenanlagen ist klein, die Zellen zwischen dem unteren Teil der EMZ und dem Nuzellus sind schmal. Die heterotype Kernspindel ist lang, und Massen von chromatischen Körnern liegen während der Kernteilung im unteren Ende der EMZ. Das Integument ist nur bis zur Höhe des Nuzellusscheitels gewachsen, wenn sich die Makrosporen gebildet haben. Im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Umbelliferen geschieht die Teilung der EMZ etwa gleichzeitig mit der der Pollenmutterzellen, die sonst in der Entwicklung weit voraus zu sein pflegen. Die Makrosporen bleiben lange vorhanden. Die chalazale Makrospore entwickelte sich wahrscheinlich in der Regel zum Embryosack, aber oft schien es, als ob er von der dritten gebildet würde. Es war jedoch schwer, die Präparate zu deuten, da die Makrosporen oft sterilen Nuzelluszellen glichen. Der Nuzellus wird im oberen Teil völlig zerstört, sodass niemals ein Rest von ihm oberhalb des Eiapparats vorhanden ist. Der fertige Embryosack war immer schlecht fixiert. Er war lang (Fig. 10 *e*) und von einer Mantelschicht umgeben, die ziemlich gut entwickelt war, besonders um den unteren Teil des Embryosacks. In der Chalaza bildet sich eine abwärts gehende Ausbuchtung des Embryosacks. Unter dem Embryosack fand sich einmal ein kleiner zweikerniger. Die Antipoden sind gross, aber plasmaarm, und werden oft zweikernig. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich klein, die Synergiden langgestreckt und spitz. Die Embryoentwicklung wurde eingehend von HEGELMAIER (1878, S. 132 ff.) beschrieben.

Cicuta. Der Nuzellus war bei *Cicuta virosa* L. von ähnlichem Aussehen wie bei *Petroselinum*, und ebenso wie dort kann eine oder die andere Epidermiszelle im Scheitel sich periklin teilen. Das Integument war ein Stück über den Nuzellus

gewachsen, wenn dieser Dyadenzellen enthielt. Die beiden obersten Makrosporen lagen zuweilen in gleicher Höhe. Obwohl die dritte Makrospore oft eine Zeitlang die grösste ist, bildet doch die chalazale den Embryosack. Der Nuzellus wird in der Weise zerstört, dass am Scheitel ein sehr kleiner, in der Chalaza dagegen ein grosser Teil derselben erhalten bleibt. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Der Embryosack war bedeutend kürzer als bei der vorigen Gattung. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben. Die Zellen des Eiapparats waren mitunter sehr plasmarm, vermutlich eine Degenerationserscheinung. Eine chalazale Ausbuchtung des Embryosacks bildete sich hier nicht.

Apium. In der hängenden Samenanlage bei *Apium repens* REICH. ist der Nuzellus klein, die EMZ lang, und der Kern liegt oft ein Stück weit unten in der Zelle. Wenn sich die Zelle teilt, hat das Integument schon einen Mikropylenkanal gebildet, und die Samenanlage hat sich gewendet. Der Embryosack ist klein und ziemlich kurz vor der Anthese gebildet. Die Mantelschicht ist wenig entwickelt und besteht aus kubischen Zellen. Die Antipoden scheinen ziemlich ephemere zu sein. Das fertiggebildete Endosperm besteht aus grossen Zellen, die peripheren füllen sich später mit Reservestoffen und sind plasmareicher als die inneren. Die Wände sind verdickt. Der Embryo hatte einen kurzen Suspensor, in den die Zellen durch eine senkrechte Wand geteilt waren, sowie eine breite Embryokugel. Die jüngeren untersuchten Embryonen bestanden aus einem Klümpchen von Zellen, nicht einer Zellreihe wie in den entsprechenden Entwicklungsstufen bei anderen Umbelliferen. Möglicherweise waren sie jedoch abnorm, da die Früchte, in denen sie gefunden wurden, später aufgeblühten Dolden entnommen waren.

Cryptotaenia. Von *Cryptotaenia canadense* DC. war ein Exemplar im Botanischen Garten vorhanden. Die Entwicklung zeigte keine Abweichungen. In den Blüten der Seitendolden waren die Samenanlagen oft rudimentär. Der Nuzellus ist ziemlich klein, die Makrosporen degenerieren oft, während das Integument sich weiter entwickelt. Der fertige Embryosack ist schmal, ein geringer Rest des Nuzellus findet sich in der Mikropyle. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben.

Ammi. *Ammi majus* L. war im Sommer 1921 im Botanischen Garten ausgesät worden. Die junge Samenanlage wächst schräg nach unten, und das Integument wird da teils durch perikline Teilungen in der Epidermis, teils durch zahlreiche Teilungen darunterliegender Zellen angelegt. Schon vorher kann man die Archesporzelle erkennen. Der Funikulus ist noch kurz, verlängert sich jedoch nach unten während der Umbiegung der Samenanlage. Der Nuzellus ist klein. In einer Samenanlage lag die EMZ peripherisch an der Epidermis. In den Blüten der Seitendolden fanden sich zuweilen abnorme Ovarien. Hier waren die aufsteigenden Samenanlagen oft gross, und eine solche wurde zwischen die beiden Hälften des Stylopodiums hinaufgerückt angetroffen; einige Fruchtknoten waren gross, hatten aber rudimentäre Samenanlagen. Die EMZ teilt sich bei *Ammi* ebenso wie bei *Petroselinum* gleichzeitig mit den Pollenmutterzellen. Eine andere Ähnlichkeit ist die, dass, wenn die Makrosporen gebildet sind, die Entwicklung der Samenanlage

nicht weiter gediehen ist, als dass das Integument bis zur Höhe des Nuzellus gewachsen ist und dieser horizontal liegt. Die oberste Makrospore persistiert gewöhnlich länger als die zweite und dritte. Während der einkernige Embryosack durch den Nuzellus emporwächst, teilt sich sein Kern, und die so gebildeten Kerne liegen zuerst dicht beisammen und rücken dann, wenn die Zelle wächst, auseinander. Bereits der zweikernige Embryosack zerstört den Nuzellus auch am Scheitel. In einer und derselben Blüte entwickelte sich gewöhnlich nur in der einen Samenanlage der Embryosack, in der anderen degenerierten sämtliche Makrosporen. Eine Samenanlage hatte sich in apotroper Richtung gebogen, doch nur so weit, dass der Nuzellus horizontal lag (Fig. 10 *f*). Dieser war degeneriert, während das Integument sein Wachstum fortsetzte, und da es nicht Platz hatte, über den Nuzellus hinauszuwachsen, entwickelte es sich stattdessen nach oben und unten. Merkwürdigerweise hatten die Integumentepidermiszellen um den Nuzellus und teilweise auch auf der nach der Scheidewand im Fruchtknoten gerichteten Seite den Charakter von Mantelschichtzellen, indem sie radial verlängert und plasmareich waren. Der fertige Embryosack ist sehr lang und ähnlich dem bei *Petroselinum*. In der Chalaza bildet sich auch hier eine abwärts gerichtete Ausbuchtung. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich schmal. Der Mikropylenkanal ist kurz.

Eine grössere Fixierung wurde gegen Beginn des Herbstes gemacht, wobei Früchte verschiedener Grösse von verschiedenen Individuen eingesammelt wurden. In den ältesten befanden sich Embryonen mit langen Keimblättern und Endosperm voll Reservestoffe; vom Integument war nur die Epidermis übrig und innerhalb derselben eine dicke Membran: Reste von zusammengedrückten und zerstörten Integumentzellschichten (Fig. 10 *g*). In kleineren und wahrscheinlich jüngeren Früchten schien das Endospermgewebe teilweise in Degeneration zu sein, indem der Zellinhalt an verschiedenen Stellen des Samens aufgelöst, und an anderen stark chromophil war. Der Embryo bestand aus einem grossen, unregelmässigen Suspensor, der aus kleinen, plasmareichen Zellen gebildet war, und aus einem grossen eigentlichen Embryo, dessen Keimblätter noch nicht sichtbar waren (Fig. 10 *h*). Die kleinsten Früchte von Seitendolden hatten degenerierte Samenanlagen, die zwar oft recht gross, aber wohl niemals befruchtet waren. Auch in manchen älteren Früchten, die jedoch schmaler waren als die normal entwickelten, waren die Samenanlagen oft völlig degeneriert, nur die Epidermis zeigte häufig noch Zellstruktur. In den meisten Früchten waren grössere Reste der Samenanlagen vorhanden, und die Integumentepidermis war oft mit der Fruchtwand vereint und als Samenschale ausgebildet, während die übrigen Zellschichten des Integuments teilweise noch vorhanden oder ganz verschwunden oder endlich degeneriert und vertrocknet sein konnten, in welchem Falle sie oft eine gelbbraune Farbe hatten.

Das Endosperm zeigte bei seiner Degeneration ein eigentümliches Verhalten. Im oberen Teil des Embryosacks war es oft ganz verschwunden, und oft fanden sich in der ganzen Samenanlage nur unbedeutende Spuren davon. Das übriggebliebene Endosperm hatte verschiedene Struktur (Fig. 10 *l*, *m*, Tafelfig. *b*). Teils

fand es sich in Form chromophiler Plasmareste von mehr oder weniger grosser Ausbreitung, die eine grosse Zahl degenerierter, kleiner Endospermkerne enthielten. Teils bestand es aus grossen Zellen, die von mehr oder minder deutlichen Wänden umgeben waren und allein oder in grösseren oder kleineren Gruppen beieinander lagen. Der Inhalt der Zellen war bisweilen degeneriert, oft waren sie aber mit schwach färbbarem Zytoplasma gefüllt, und hatten gewöhnlich einen, zuweilen aber zwei deutliche Kerne. Manchmal konnte das ganze Endosperm bis auf eine oder einige derartiger Zellen verschwunden sein. Schliesslich fand sich im oberen Teil des Embryosacks möglicherweise eine dritte Art von Endosperm. Hier war gewöhnlich ein oder mehrere Zellkörperchen von wechselnder Form vorhanden, gebildet aus kleinen, plasmareichen Zellen mit grossem, deutlichem Kern (Fig. 10 *i-m* und Tafelfig. *b*). Hier wurde eine regelmässige Kernteilung beobachtet, wenn das Endosperm im übrigen degeneriert war. Jene Zellkörperchen hatte grössere Widerstandskraft als das übrige Endosperm, und die es umgebenden Teile waren oft gänzlich verschwunden. Waren mehrere Zellkörperchen da, waren sie jedoch nahe beieinander inseriert. Da diese Zellen grosse Ähnlichkeit mit den Suspensorzellen hatten, glaubte ich zuerst, dass es der Proembryo war, der eine abweichende Form erhalten hatte und oft sich vielleicht geteilt hatte. Jedoch wurde eine Samenanlage angetroffen, wo der Proembryo wohl zweifellos noch vorhanden war (Fig. 10 *m*) und ausserdem auch ein Zellkörperchen. Die Zellkörper hatten oft die Form von Embryonen (Fig. 10 *i, m*). Oft waren sie den Adventivembryonen ähnlich, die sich bei vielen Pflanzen entweder regelmässig oder mehr gelegentlich im Embryosack bilden (s. vor allem ERNST 1918, HABERLANDT 1921 *b* und *c*, 1922), oder sie ähnelten den nach einiger Zeit absterbenden, sog. kranken Embryonen, die RENNER (1915) in Embryosäcken von *Oenothera muricata*, die mit *biennis*-Pollen bestäubt war, und *O. Lamarekiana*, die von *biennis* befruchtet war, gefunden hat (in ersterem Falle schlugen alle Samen fehl, in letzterem die Hälfte); eine Degeneration des Nuzellus, die der im Integument der erwähnten »kranken« *Ammi*-Früchten glich, kam auch bei *Oenothera* vor. Manchmal sah es aus, als seien die Adventivembryonen bei *Ammi* aus dem Integument entstanden (Fig. 10 *i*). Dies dürfte jedoch nicht der Fall gewesen sein, sondern sie entstehen wahrscheinlich immer durch Teilung einer oder mehrerer Endospermzellen. Zuweilen kann man sehen, wie eine der persistierenden Endospermzellen sich in mehrere kleinere Zellen geteilt hat (z. B. aus der in Fig. 10 *i, m* abgebildeten grossen Zelle könnte wohl ein neuer Embryo entstehen). Sicher festgestellt sind Endospermembryonen nur bei einigen Kompositen: *Hieracium excellens* (ROSENBERG 1907), *flagellare* und *aurantiacum* (SCHNARF 1919, HABERLANDT 1921 *c*). (Vgl. ferner S. 67, 69 und Allgemeiner Teil dieser Abhandlung).

Carum. *Carum carvi* L. wurde bezüglich der älteren Stadien zum Gegenstand eingehenderer Untersuchung gemacht, zu der das Material teils gezüchteten, teils wild wachsenden Pflanzen entnommen war. Der Nuzellus ist ebenso wie die EMZ ziemlich klein. Noch wenn die Makrosporen sich eben gerade gebildet hatten, war das Integument erst in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel gekommen. Die

chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, aber eine oder mehrere der oberen persistieren zuweilen nach der Befruchtung (siehe unten). Der zweikernige Embryosack verdrängt den Nuzellus, von dessen Epidermiszellen jedoch einige mehr oder weniger deutlich oberhalb des Eiapparats persistieren. — Wenn der Embryosack neugebildet ist, ist der Mikropylkanal undeutlich, aber er wird später besser sichtbar. Der freie Rand des Integuments ist anfangs dick, wird aber nachher länger und schmaler und schiebt sich über den inneren hinüber zum Funikulus. Die Mantelschicht ist schlecht entwickelt. Die Antipoden sind ziemlich gross, und ihr Kern teilt sich oft, wobei mitotische Kernteilungen beobachtet wurden. Manchmal können sich bis zu zwölf Kerne in einem Antipoden bilden, die jedoch alle miteinander verschmelzen (Fig. 11 *a*). In älteren Antipoden fand sich ein einziger, sehr grosser, chromatinreicher Kern, der den grössten Teil der Zelle ausfüllte (Fig. 11 *b*) und oft schon bei der Anthese in den Präparaten so dunkel gefärbt war, dass sich keine Strukturen erkennen liessen. Selten waren vier Antipoden vorhanden. Die Polkerne verschmelzen schnell, der Zentralkern legt sich bald neben den Eiapparat und erreicht eine bedeutende Grösse (Fig. 11 *c*). Der Embryosack ist ziemlich klein.

Um einige Zeitangaben über Befruchtung und Endosperm bildung zu bekommen, wurden im Sommer 1922 vom 11. Juni an täglich zur selben Zeit eine Anzahl Blüten von der gleichen Dolde fixiert. Alle Blüten einer Dolde haben ungefähr denselben Entwicklungsgrad. Am ersten Fixierungstage hatten die meisten Antheren ihren Pollen ausgestäubt. Der Embryosack war definitiv organisiert, die Kerne der Antipoden waren verschmolzen, sodass diese nur je einen in der Regel stark chromophilen Kern enthielten. Dies ist jedoch bei *Carum* nicht die Regel, denn in anderwärts gesammeltem Material waren bei der Anthese zuweilen die Antipodenkerne noch nicht verschmolzen. Der Zentralkern lag neben dem Eiapparat, die Synergiden waren jetzt lang, hatten eine kleine Vakuole und chromophiles Zytoplasma, das von Orange stark gefärbt wurde. In ungefähr der Hälfte der Embryosäcke war eine übriggebliebene Makrospore oberhalb des Eiapparats vorhanden (Fig. 11 *d*), die schuld daran war, dass sich der lange obere Teil der Synergiden nicht ausgebildet hatte. Die Spore war gänzlich ohne Plasma, hatte aber einen sehr deutlichen, vollkommen gesunden Kern und war gewöhnlich von bedeutender Grösse. Diese persistierende Makrospore war charakteristisch für *Carum corvi*, doch fand sie sich in anderem Material nicht so häufig wie in diesem Individuum. In anderen Fixierungen konnten zuweilen zwei oder drei oberhalb des Eiapparats gefunden werden. In einigen Fällen hatte die Makrospore eine noch bedeutendere Grösse erreicht als in Fig. 11 *d* ersichtlich ist, und sie lag manchmal höher oben in dem Mikropylkanal, wo sie sich erweiterte, sodass sie die zunächstliegenden Integumentzellen teilweise verdrängte.

Am zweiten Fixierungstage begannen die kleinen einwärts gebogenen Griffel sich zu strecken, sonst waren kaum einige Veränderungen zu sehen; am nächsten Tage auch nicht, abgesehen davon, dass der Embryosack merklich grösser war, die Antipoden chromophiler, und dass jetzt auch im Embryosack, wo die Makrospore erhalten blieb, der obere Teil der Synergiden länger wurde und sich zwischen Spore

und Integument in die Höhe streckte. Am vierten Tag hatten sich die Griffel geradegerichtet, auf der Vorderseite des Funikulus sah man kleine Fältchen; seine leitenden Zellen hatten sich jetzt radial verlängert, waren plasmareich geworden und ihre Aussenwand hatte an Dicke zugenommen. Das Plasma der Synergiden war deutlich chromophiler und grobfaseriger, der Embryosack grösser, und seine Dorsalseite hatte sich merklicher ausgebuchtet, wodurch er kamylyotrop wurde (vgl. Fig. 12 a). Die Mantelschichtzellen waren plasmareicher geworden und waren nun kubisch. Am nächsten Tage war die Befruchtung bereits eingetreten, und in verschiedenen Embryosäcken war der Zentralkern in Teilung, beziehungsweise hatten sich zwei oder vier Endospermkerne gebildet. Die Griffel waren auf ihre volle Länge ausgewachsen und ein wenig auseinander gebogen, zerstörte Pollenkörner fanden sich auf den Narben, Stücke des Pollenschlauchs auf den Funikulus. Leider waren die Embryosäcke schlecht fixiert, sodass in dieser Fixierung keine Studien über die Befruchtung gemacht werden konnten. Eine Synergide war immer zerstört. Der Embryosack wächst zwar relativ wenig vor der Befruchtung, war aber dann doppelt so lang wie am ersten Tage.

Am folgenden Tage waren vier oder acht Endospermkerne vorhanden. Der Embryosack weitet sich und wächst nun rasch. In manchen Eikernen war ein grosser und ein kleiner Nukleolus vorhanden (Fig. 11 d), in anderen nur ein einzelner. Schon nach der ersten Teilung des Zentralkerns (die dicht am Eiapparat erfolgt), verbleibt der eine Endospermkern neben dem Eiapparat (Fig. 12 a), und später liegen dort immer einer oder mehrere Kerne. An diesem und den folgenden Tagen schrumpft die intakte Synergide zusammen und schwindet, Reste der umgewandelten sind jedoch etwas länger sichtbar. Die persistierende Makrospore schrumpft ebenfalls, und am siebenten Tage ist sie nur noch selten vorhanden. Die Zahl der Endospermkerne wächst nun rasch; es sind etwa 64 am siebenten Tage, am folgenden 128, und sie liegen dann dichter im oberen Teil des Embryosacks. Am achten Tage war schon eine Eizelle in Teilung und enthielt eine breite Kernspindel mit vielen Chromosomen. In Früchten, die am neunten Tage fixiert worden waren, fanden sich zweikernige Embryonen, und am Tage darauf waren die am weitesten gediehenen vierkernig. Das Endosperm wächst aus und zerstört das Integument. Eine Falte des Endospermsacks wächst auf der Dorsalseite der Samenanlage unterhalb der Chalaza (Tafelfig. c). Die Antipoden waren noch vollkommen deutlich. Die Mantelschicht wurde schon wenige Tage nach der Befruchtung verdrängt. Die Breite des Endospermsackes variierte bedeutend. Die Entwicklungsgeschwindigkeit war nun verschieden in den Samenanlagen.

Der Pollenschlauch ist schmal, schwer zu verfolgen, schlägt aber sicher denselben Weg ein wie z. B. bei *Oryza*. Er ergiesst seinen Inhalt in die eine Synergide, und während sie vorher in ihrem zytoplasmatischen Teil dichte faserige Struktur hatte, wird sie in gewöhnlicher Weise in eine in den Hämatoxylinpräparaten schwarz gefärbte Masse verwandelt. Wenn die Makrospore persistiert, hindert sie jedoch in keiner Weise die Befruchtung (Fig. 11 d). In der umgewandelten Synergide können keine

Strukturen unterschieden werden. Die Spermkerne werden sichtbar, wenn sie sie verlassen haben. Sie sind klein (Fig. 11 *c*_I) — ungefähr von gleicher Grösse wie der Nukleolus des Eikerns —, rund und sehr chromatinreich, weshalb trotz des bedeutenden Grössenunterschieds zwischen Spermakern und Eikern der Unterschied in den von jedem von ihnen dem Zygotenkern zugeführten Chromatinnengen nicht gross sein

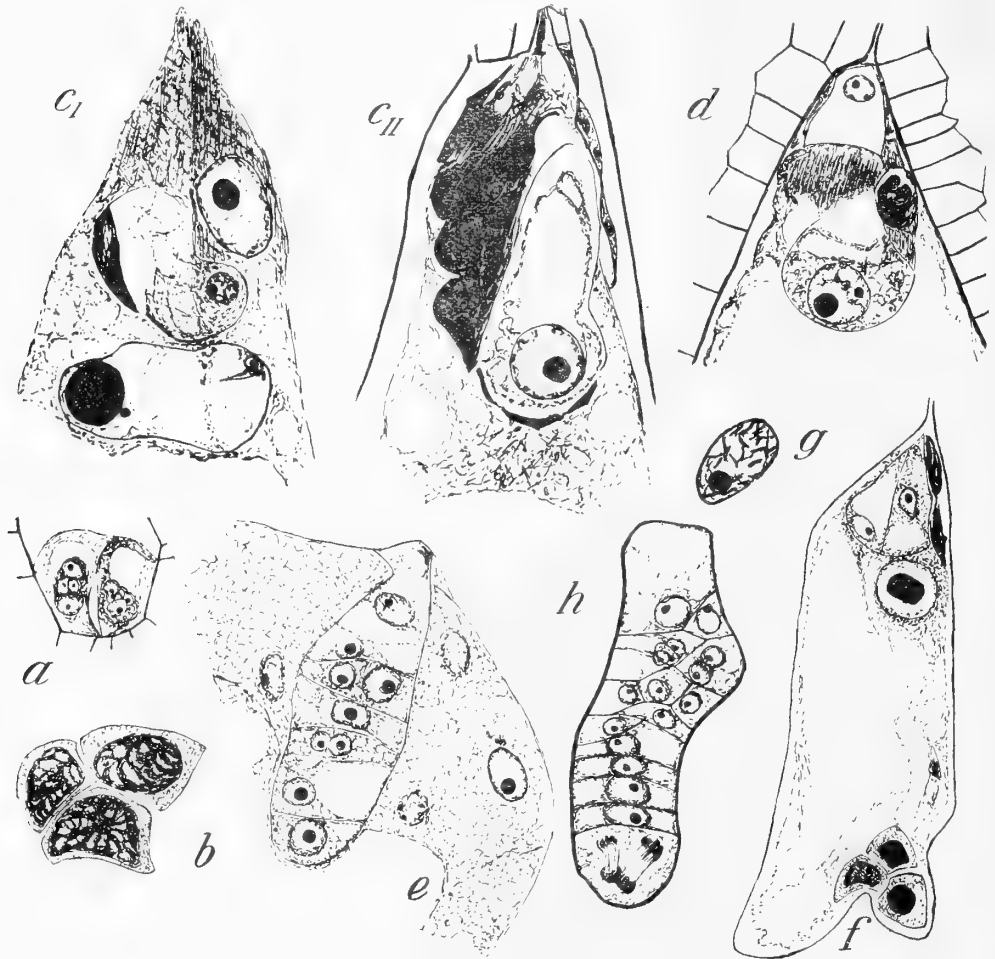


Fig. 11. *a—e* *Carum carvi*. *a* Antipoden (ungewöhnlich gross). $\times 520$. *b* ältere Antipoden. $\times 920$. *c*_I *c*_{II} Oberteil eines Embryosacks bei der Doppelbefruchtung. Ein Spermakern liegt in der Eizelle, der andere ist in Prophase im Zentralkern sichtbar. $\times 1160$. *d* Befruchtete Eizelle, eine Makrospore persistiert. $\times 670$. *e* Mehrzelliger Embryo im Endosperm. $\times 670$. *f* *Pimpinella saxifraga*. Embryosack. $\times 400$. *g* *Sium sisarum*. Kern von persistierender EMZ. $\times 920$. *h* *Anethum graveolens*. Embryo. $\times 670$.

dürfte. Aus der Figur ist ersichtlich, wie Zytoplasma von der umgewandelten Synergide längs der Eizelle hinabgeronnen ist. Der andere Spermakern in diesem Embryosack ist bereits mit dem grossen Zentralkern verschmolzen, und sein Chromatin wird an dessen Rand in Form eines Knäuels sichtbar, das fast aussieht wie das Chromatin in einem Gonotokontenkern, wenn er das Synapsisstadium verlässt.

In Präparaten, in denen sich das Protoplast des Embryosacks etwas kontrahiert hatte, sodass zwischen ihm und der Eizelle ein Zwischenraum entstanden war, war das hinabgeflossene Synergidenplasma an der Eizelle liegen geblieben; und wie bei *Lilium Martagon* (NAWASCHIN 1909, S. 460) hatte es (wahrscheinlich mit den Spermakernen) sich also zuerst zwischen die Eizelle und das Protoplast des Embryosacks (»Endospermanlage«) gedrängt, worauf der eine Spermakern in das Protoplast, der andere in die Eizelle hineingelangt war. Die Spermakerne dürften nicht immer einen »Nukleolus« enthalten. Der mit dem Zentralkern verschmolzene scheint keinen besessen zu haben, und in einigen ganz frisch befruchteten Eikernen, in denen das Chromatin des Spermakerns noch kontrahiert dalag, war nur ein Nukleolus vorhanden. Hier herrschen also ähnliche Verhältnisse wie bei *Saxifraga granulata*, wo sich ein solcher zuweilen in der Chromatinmasse des Spermakerns nach der Kernverschmelzung bildet (JUEL 1907), oder wie bei *Primula officinalis*, wo sich ein Nukleolus im Spermakern unmittelbar vor oder nach der Befruchtung bildet (siehe weiter DAHLGREN 1916 und die dort angeführte Literatur, ferner TISCHLER 1922). Irgendwelche chromophilen Substanzen fanden sich in der Eizelle nie, weder vor noch nach der Befruchtung. Der Zygotenkern befindet sich im Ruhestadium, ehe er sich teilt, indem das Chromatin des Spermakerns über den ganzen Kern verteilt ist. Hier herrschen also nicht solche Verhältnisse wie bei verschiedenen Monokotylen und Gymnospermen (siehe SHARP 1921 S. 295—301), wo nicht nur der männliche, sondern auch der weibliche Kern bei der Verschmelzung in Prophase ist und das Chromatin des einen deutlich von dem des anderen bis zur Teilung des Zygotenkerns oder noch später abgegrenzt bleibt.

Drei bis vier Tage (siehe oben) nach der Befruchtung teilt sich die Eizelle (Fig. 11 e und Fig. 12 b—h). Die dabei entstehende basale Zelle ist grösser und plasmaärmer als die apikale. Durch Querwände bildet sich eine Zellreihe, in der die basale Zelle gewöhnlich auch weiterhin eine Zeitlang noch gross und plasmaarm ist. Eine Regelmässigkeit in der Reihenfolge der Zellteilungen scheint nicht zu bestehen. Das apikale Ende des Proembryos ist gewöhnlich nicht in Endosperm eingebettet, sondern in die zentrale Vakuole eingeschoben (Fig. 11 e). Bald wird eine wechselnde Zahl der Zellen des Proembryos durch schräge und sogar senkrechte Wände geteilt, während dieser sich gleichzeitig weiter verlängert und weitere Querwände gebildet werden. Die grosse basale Zelle pflegt dann aufgeteilt zu sein. Die Zellen des Proembryos sind gross und ziemlich arm an Plasma. Während er sich verlängert, wird am freien Ende der eigentliche Embryo angelegt, und wie bei *Petroselinum* (HEGELMAIER 1878) scheint die Zahl der an seiner Bildung beteiligten Zellen des Proembryos zu variieren. Die folgenden Teilungen daselbst sind nicht an bestimmte Gesetze gebunden. In diesem Stadium ist der ganze Embryo mehr oder weniger gebogen, seine Zellen werden allmählich plasmareicher. Wenn der eigentliche Embryo die Form einer Embryokugel hat, sind die Teilungen im Suspensorteil beendet, und der Suspensor besteht aus ziemlich kleinen, plasmareichen

Zellen. Er ist am schmalsten in der Nähe der Embryokugel und hat oben drei Zellen in der Breite. Siehe betreffs der Embryobildung auch Allgemeiner Teil.

Während der Entwicklung des Endosperms sammeln sich eine Anzahl Endospermkerne in dem schmalen Chalazateil des Embryosacks. Wie sich die zentrale Vakuole mit Endospermgewebe füllt, geht aus Tafelfig. *d* hervor. Zahlreiche Endospermkerne haben sich gerade eben gleichzeitig geteilt. Die Hypostase war mitten auf der Rapheseite des Samens in weit älteren Stadien sichtbar. Einige persistierende Nuzelluszellen bilden nämlich mit benachbarten Zellen einen Zellkomplex (Hypostase), bestehend aus kleinen Zellen mit chromatinreichen Kernen (Tafelfig. *e*). Nur wenige seiner Zellwände verholzen. Die wenigen »chromophilen Zellen« verlieren ihre Färbbarkeit, und dann bleibt statt ihrer wie bei vielen anderen Umbelliferen eine gräuliche Masse längere Zeit in der jungen Hypostase sichtbar. Zuweilen sah man die — jetzt schwach gefärbten — Kerne und die Wände der chromophilen Zellen, bald aber waren sie verschwunden.

Aegopodium. Bei *Aegopodium Podagraria* L. persistiert die oberste Makrospore oft einige Zeit (Fig. 12 *i*), war aber nicht mehr vorhanden, wenn der Embryosack fertiggebildet war. Dieser zeigte keine Besonderheiten. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben, die Verschmelzung der Polkerne verzögert sich oft. Eine besondere Fixierung wurde von zwitterigen Blüten aus Seitendolden angefertigt. Einige enthalten Samenanlagen mit vollständigen Embryosäcken. In anderen, in denen die Anthese stattgefunden hatte, fanden sich nur vierkernige oder in etwas jüngeren Blüten gar zweikernige Embryosäcke in den Samenanlagen. Die Entwicklung hatte also eine Verspätung erlitten. In anderen Blüten wiederum gab es weder abgegrenzte Zellen noch Kerne im Embryosack, sondern nur dessen Protoplast.

Pimpinella. Vor allem wurde *Pimpinella saxifraga* L. untersucht, teilweise auch *P. peregrina* L. und *P. rotundifolia* M. BIEB. Die Samenanlage füllt den ganzen Merikarp. Der Nuzellus ist kurz und hat eine Zellschicht zwischen den grossen Makrosporen und der Epidermis. Er ist in etwas älteren Stadien deutlich kampylotrop. Die Makrosporen sind gebildet, wenn das Integument bis zur Höhe des Nuzellusscheitels gewachsen ist. Die Zellulosewände, die sie von einander abgrenzen, sind hier sehr dünn. Wenn der Embryosack einkernig ist, hat er bereits eine bedeutende Grösse, und die übrigen Sporen sind verschwunden. Grosse Teile des Nuzellus werden verdrängt, sodass oberhalb des Eiapparats in der Regel kaum noch eine Spur von ihm zu finden ist. Der fertige Embryosack ist weit und reicht an der Dorsalseite bis unter die Antipoden hinab (Fig. 11 *f*). Bei *P. peregrina* lag die Chalaza noch weiter oben, ebenso bei *P. rotundifolia*, wo der Embryosack kurz, aber sehr breit war. Die Antipoden sind gross, der chalazale unbedeutend verlängert; sie bleiben einkernig. Die Mantelschicht ist wenig entwickelt, der Mikropylkanal ziemlich lang und doch gerade, obwohl die äussere Seite des Integuments über die innere emporgewachsen ist. Nach der Befruchtung wachsen Samenanlage und Embryosack bedeutend in derselben Richtung wie vorher, und die Chalaza liegt bald mitten auf der Rapheseite des Embryosacks. Auf dieser Seite erfolgt die Endo-

spermbildung viel rascher, und der schmale Chalazateil des Embryosacks ist bald mit Endospermgewebe gefüllt; hier sind die Endospermzellen plasmareich und gross. Auf der äusseren und unteren Seite des Embryosacks besteht das Endosperm lange nur aus Plasma mit zerstreuten Kernen. Hier erfolgt aber die Zerstörung des Integumentgewebes bedeutend schneller als auf der Rapheseite. Wenn die Endosperm-

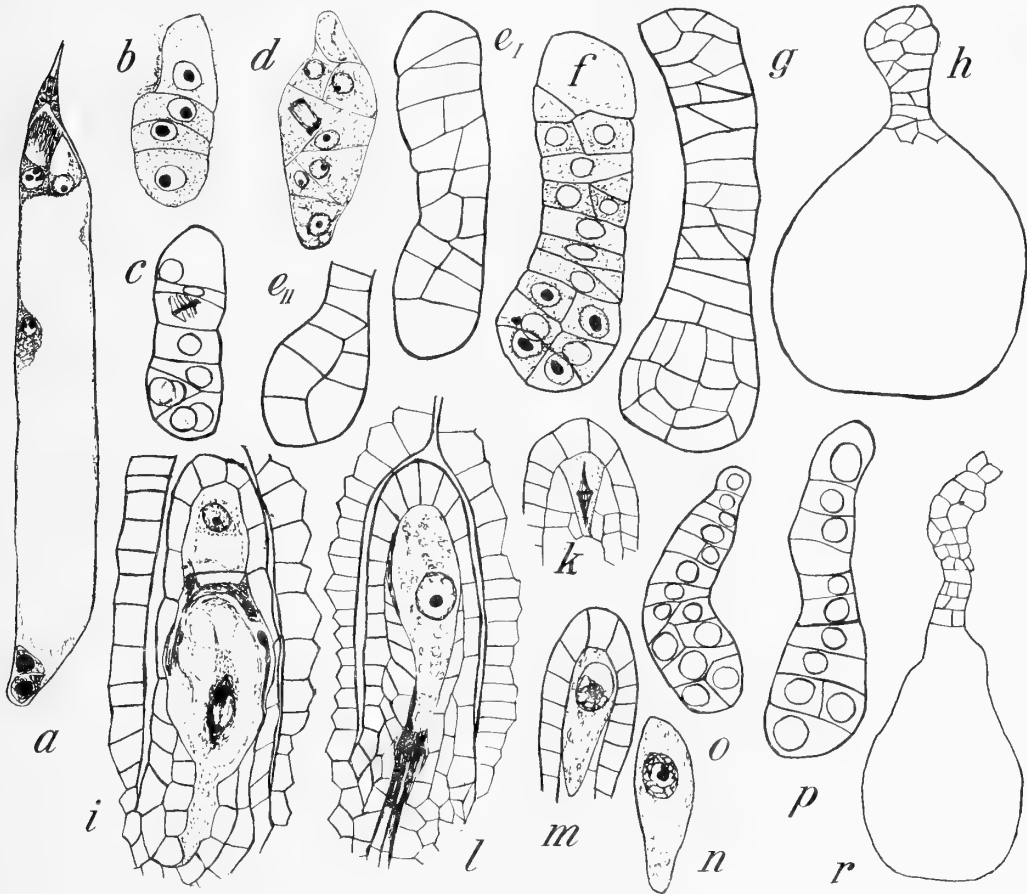


Fig. 12. *a-h Carum carvi*. *a* Embryosack mit zwei Endospermkernen, der eine am Eiapparat. $\times 225$. *b-g* Embryobildung. $\times 500$. *h* Embryo. $\times 300$. *i Aegopodium Podagraria*. Der Kern im einkernigen Embryosack teilt sich. $\times 500$. *k-n Sium sisarum*. *k* Oberteil des Nuzellus; EMZ-Kern in normaler Teilung. $\times 500$. *l-n* stammen von älteren Blütenknospen als *k*. *l* Nuzellus mit EMZ (oder einkernigen Embryosack?). $\times 500$. *m* Persistierende EMZ. $\times 500$. *n* Desgl. Das Chromatin im Kern jetzt nicht kontrahiert. $\times 500$. *o-r Anethum graveolens*. *o, p* Embryobildung. $\times 500$. *r* Embryo. $\times 300$.

zellen wachsen und die zentrale Vakuole des Embryosacks ausfüllen, sind die auf der Dorsalseite (Aussenseite) belegenen besonders lang und plasmaarm (Tafelfig. *e*).

Sium. Angaben über die Entwicklung und das Aussehen des Embryosacks finden sich in COULTER und CHAMBERLAIN'S »Morphology of angiosperms». Über erstere heisst es auf Seite 79: »The few cases among Archichlamydeae in which the mother cells are not known to divide are . . . and at least *Sium cicutaefolium* among

Umbelliferae». Wenn man daran denkt, dass bei fast allen hier untersuchten Umbelliferen die Entwicklung in anderer Weise erfolgt, erschien jene Angabe wenig glaubhaft. JURICA (1922) hat denn auch gefunden, dass auch bei dieser Art vier Makrosporen gebildet werden, deren innerste sich zum Embryosack entwickelt. Hier wurden *Sium latifolium* L. und *S. sisarum* L. untersucht, von letzterem einige im hiesigen Botanischen Garten gezüchtete Exemplare.

Von *Sium latifolium* wurden ziemlich wenige Blüten untersucht. Vier Makrosporen bilden sich; es kam oft vor, dass die oberste am grössten war. Welche von ihnen sich zum Embryosack entwickelte, wurde nicht beobachtet. In dem neugebildeten Embryosack hatten die Antipoden ungewöhnlich grosse Kerne, die sich teilen konnten. Bei *S. sisarum* wurden die abortierenden Samenanlagen oft ziemlich gross und hatten einen gut entwickelten Nuzellus, in dem zuweilen sogar vier Makrosporen beobachtet wurden, deren innerste am grössten war. Ging die Entwicklung in den hängenden Samenanlagen normal vor sich, dann war die EMZ in Teilung, wenn das Integument ungefähr in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel gelangt war (Fig. 12 *k*). Zwischen der chalazalen Dyadenzelle bzw. Makrospore und der Epidermis lagen immer sterile Zellen. JURICAS Fig. 15, in der die beiden Dyadenzellen — die untere hat keinen schmaleren chalazalen Teil! — unmittelbar von der Epidermis umgeben sind, ist wahrscheinlich nicht korrekt, ebensowenig seine Angabe, dass bei den Umbelliferen »the nucellus has only a single layer of cells surrounding the megaspore«, vielmehr finden sich bei *S. cicutaefolium* doch wohl ausserdem auch zahlreiche andere sterile Zellen im Nuzellus. In dem untersuchten Material von *S. sisarum* gab es verschiedene Störungen in der Entwicklung. So ist es oft unmöglich, mehr als drei oder zwei Makrosporen im Nuzellus zu sehen. Ob bei derartiger unvollständiger Makrosporenbildung sich ein Embryosack entwickelt, konnte nicht festgestellt werden. Sehr oft kam es vor, dass sich die EMZ nicht teilte. In diesem Fall degeneriert sie oft nach einiger Zeit, aber in anderen Fällen persistierte sie und wuchs bedeutend. In diesen persistierenden EMZ kann man beobachten, wie sich das Chromatin des Kernes, das anfangs immer deutlich synapsiskontrahiert ist (Fig. 12 *m*), allmählich gleichmässiger im Kern verteilt (11 *g* sieht beinahe aus wie ein unregelmässiges Diakinesestadium), sich später mehr an der Peripherie des Kernes sammelt (Fig. 12 *n*) und schliesslich weniger deutlich wird. Hinsichtlich Fig. 12 *l* kann man sogar im Zweifel sein, ob im Nuzellus ein normaler einkerniger Embryosack ist oder eine ungewandelte EMZ. In der Chalaza war immer eine ungewöhnlich grosse Zahl chromophiler Zellen.

Der auswachsende zwei- oder vierkernige Embryosack zerstört den Nuzellus auf der einen Seite schneller. Gewöhnlich werden auch die Zellen im Scheitel zerstört. In Blütenknospen aus Seitendolden wurde der Nuzellus oft nur an den Seiten verdrängt; sein Scheitel (oft ausserdem auch eine der oberen Sporen) persistierte oberhalb des Embryosacks. Dass der zweikernige Embryosack zuweilen direkt durch Teilung des oben erwähnten, vergrösserten EMZ-Kerns ohne Reduktion der Chromosomenzahl entsteht, ist nicht unwahrscheinlich. Zweikernige Embryosäcke mit

gleicher Lage und von gleicher Grösse wie der in Fig. 12 l abgebildete einkernige wurden nämlich mitunter angetroffen. Der neugebildete Embryosack ist klein und schmal, wächst aber ganz bedeutend vor der Befruchtung. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Die Antipoden sind plasmareich, und manchmal teilt sich ihr Kern. Die Polkerne sind lange in Kontakt, was auch von COULTER und CHAMBERLAIN (l. c., S. 96) beobachtet wurde, und wandern ein Stück zusammen im Embryosack hinauf. Die Synergiden sind lang und plasmareich. Der Mikropylekanal ist ziemlich lang, und auf dem Funikulus finden sich obturatorartige Auswüchse. Bei und nach der Befruchtung sind die Mantelschichtzellen gross und plasmaarm. In einer Samenanlage, die wahrscheinlich nicht befruchtet war, waren sie sehr gross und nahmen einen grossen Teil des Hohlraums im Embryosack ein; an der Mikropyle befanden sich Eizelle und Zentralkern, am Antipodenende vier grosse Kerne im Kontakt. Diese waren alle von gleicher Grösse wie der Zentralkern.

Die gemachten Beobachtungen konnten darauf hindeuten, dass der Embryosack sich zuweilen direkt ohne Reduktion der Chromosomenzahl aus der EMZ entwickelte, ähnlich wie bei vielen apogamen Pflanzen, wo sich ja z. B. bei *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1904) zwei Arten von Embryosäcken bilden (s. auch S. 41 dieser Abhandlung). Das fixierte Material reichte jedoch nicht aus, um die Sache zu entscheiden, und es ist sehr schwer, Präparate mit Kernteilungen im Embryosack zu erhalten, weshalb die Frage bis auf weiteres offen bleiben muss. Vielleicht sind die erwähnten Veränderungen im EMZ-Kern ganz einfach eine Degenerationserscheinung. Die Pflanzen, denen die Blütenknospen entnommen waren, waren von Blattläusen angegriffen. Trotzdem entwickelten sich aber an ihnen grosse Früchte mit kräftigen Embryonen.

Ammineae—Seselinae.

Anethum. Bei *Anethum graveolens* L. sind die aufsteigenden Samenanlagen klein und haben im allgemeinen keine EMZ. Kurz vor der Befruchtung wächst aber ihr Integumentgewebe (s. *Orlaya*), und dessen Epidermiszellen werden plasmareich. Der Platz in den Ovarien ist anfangs knapp. Die jungen Samenanlagen hängen bald gerade herunter und haben ihre Spitze am Boden des Ovariums. Sie sind ziemlich lang, schmal und gebogen, die konkave Seite zur Scheidewand hingewendet. An der Spitze der Samenanlage bilden sich allmählich, noch bevor das Integument sichtbar wird, einige EMZ. Bisweilen sind es nur zwei, am häufigsten dürften es drei sein, aber bis zu sechs EMZ wurden beobachtet, die den apikalen Teil der Samenanlage ausfüllten. Während das Ovarium sich erweitert, wächst das Integument langsam aus. Der Nuzellus wächst bald zu bedeutender Länge, in der Chalazagegend werden eine Anzahl Zellen in gewöhnlicher Weise stark chromophil, und die EMZ stossen bald an einige derselben an. Der Funikulus verlängert sich, und die Umbiegung der Samenanlage beginnt. Der lange Nuzellus stösst dabei an die Ovarialwand (Fig. 13 a), da sich das Ovarium nicht schnell genug erweitert hat.

Er wird gewöhnlich stark gebogen, aber in verschiedenen Fruchtknoten in ungleichem Masse, da seine Länge immer ungefähr dieselbe ist, während der Fassungsraum der Ovarien sich als recht verschieden erwies. Besonders in Blütenknospen aus Seitendolden waren sie eng, und hier war die Biegung des Nuzellus häufig sehr stark. Die EMZ teilt sich früh, ja sogar vor den Pollenmutterzellen, noch ehe das Integument die halbe Höhe des Nuzellus erreicht hat. Die Teilungen sind beendet, wenn der basale Teil des Nuzellus in der Horizontalebene liegt, während der apikale noch nach dem Boden des Ovariums hin gebogen ist. In dieser Lage verbleibt die Samenanlage einige Zeit, während das Integument bis zur Höhe der Spitze des Nuzellus hinaufwächst, der gerade wird im selben Masse, wie das Ovarium sich erweitert (vgl. Fig. 13 *e*). Einige Male degenerierte der Nuzellus, ohne sich gerade zu strecken, sein apikaler Teil war allzu stark zwischen Integument und Fruchtwand eingeklemmt.

Nach der Teilung der EMZ findet man im Nuzellus ein Gewimmel von Makrosporen, sterile Zellen sowie eine oder die andere ungeteilte, degenerierende EMZ. Das Grössenverhältnis der Makrosporen zu einander variiert, und einige dürften schnell degenerieren. Die andern persistieren lange. Der Nuzellus verlängert sich aufs neue. Die Makrosporen wachsen dabei in die Länge, aber auch in die Breite, und werden häufig zwischen einander eingekeilt. Ihre Wände sind immer sehr deutlich und werden von Lichtgrün stark gefärbt. Ihr Inhalt ist spärlich, oft sind mehrere von ihnen vollständig leer, und nicht einmal den Kern kann man entdecken, da er sich offenbar aufgelöst hat. In den meisten Fällen ist er jedoch noch vorhanden, nur ist er schwach färbbar. Eine der chalazalen Makrosporen wächst immer, oft gleichzeitig mit einer benachbarten, ein Stück weiter abwärts in die Chalaza, wobei sie zum Teil die dortigen chromophilen Zellen verdrängt (Fig. 13 *b* und *e*). Alle die erwähnten Veränderungen im Nuzellus erfolgen recht schnell, bevor die Samenanlage sich fertig gewendet hat. Der Nuzellus behält dieses Aussehen lange. Allmählich aber weitet sich die Makrospore, die den Embryosack bilden soll, indem sie in ihrem oberen Teil die um sie herum befindlichen Nuzelluselemente verdrängt (Fig. 13 *b*). Die Zytoplasmamenge vermehrt sich, der Kern wächst und liegt gewöhnlich nach einiger Zeit mitten im Embryosack, während er vorher in dessen oberen Teil an der Wand gelegen hatte. Nach der Kernteilung sind die beiden entstandenen Kerne nebeneinander belegen, aber der obere wandert dann bis zur oberen Grenze der Makrospore hinauf. Der Zytoplasmastrang zwischen ihnen verschwindet. Der neugebildete vierkernige Embryosack ist recht kurz, aber ziemlich breit. Seine unteren Kerne liegen gleich hoch, im Gegensatz zu dem, was bei den meisten vorher beschriebenen Umbelliferen der Fall war, und sein nach unten verlaufender Teil ist kurz. Nunmehr befreit sich der Embryosack vom Nuzellus, gewöhnlich ohne dass die oberhalb liegenden Makrosporen verdrängt werden, indem der Embryosack sich noch nicht verlängert hat, was er erst nach dem Verlassen des Nuzellus tut. Der noch kurze, vierkernige Embryosack zerstört also die an den Seiten liegenden Zellen, wobei auf der einen Seite auch die Nuzellusepidermis eine

mehr oder weniger lange Strecke weit aufgelöst wird (Fig. 13 *c*). Zuweilen erfolgt der Durchbruch jedoch höher oben, als es an dem abgebildeten Nuzellus zu sehen ist. Wenn der Embryosack an das Integument grenzt, verlängert er sich und wächst zwischen diesem und dem Nuzellus empor, wobei sein unteres Ende tief unten in der Chalaza liegen bleibt, während sich das obere neben die innere Mündung des Mikropylekanals legt (vgl. Fig. 13 *f*). Bisweilen wurde dann die Integu-

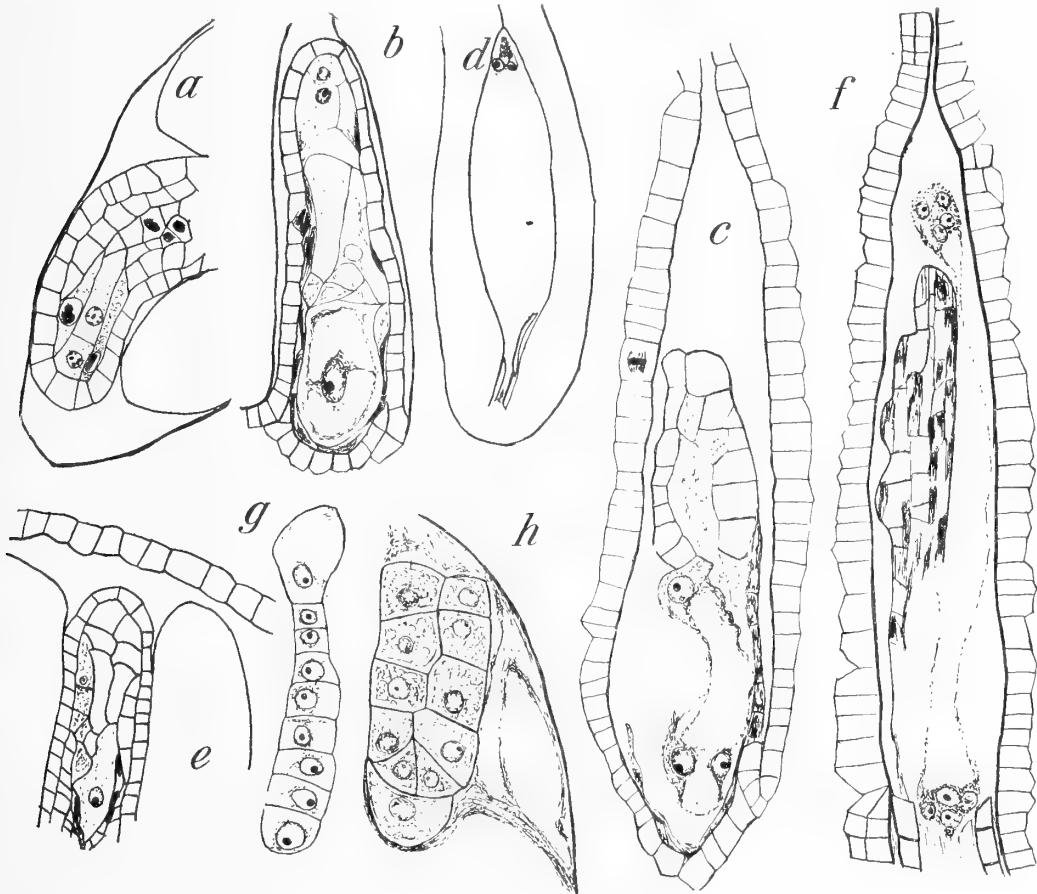


Fig. 13. *a—d Anethum graveolens*. *a* Nuzellus gebogen,¹ an die Fruchtknotenwand stossend. $\times 500$. *b* Nuzellus mit einkernigem Embryosack. $\times 500$. *c* Der vierkernige Embryosack bricht aus dem Nuzellus aus. $\times 500$. *d* Embryosack in der Samenanlage unmittelbar vor der Befruchtung. $\times 80$. *e—h Foeniculum vulgare*. *e* Das Integument wächst über den nunmehr geraden Nuzellus. $\times 300$. *f* Achtkerniger Embryosack, aus dem Nuzellus herausgewachsen. $\times 500$. *g* Normaler Proembryo. $\times 500$. *h* Embryo aus Samen mit degeneriertem Endosperm. $\times 500$.

menthöhlung vom Nuzellus ausgefüllt, bisweilen war sie grösser als dieser. Fertige, neugebildete Embryosäcke waren im ersteren Falle nicht länger als der Nuzellus. Der Makrosporenbereich des Nuzellus ist dann aber degeneriert und ohne deutliche Struktur.

Der neugebildete Embryosack ist noch ziemlich klein und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben. Die plasmaarmen Antipoden liegen weit unten in der

Chalaza; oft liegen zwei grössere, jedoch nur wenig verlängerte, nebeneinander und einer darüber. Die bei vorher beschriebenen Umbelliferen gewöhnliche Anordnung mit einem langen chalazalen Antipoden findet man hier also nicht, weil hier der abwärtsgehende Teil des Embryosacks, aus dem jener sonst gebildet wurde, kurz und breit war. Die Antipoden sind ziemlich gross, plasmaarm und ephemer, doch können die chromophilen Kerne eine Zeitlang unterschieden werden, während die Grenze der Zellen dagegen undeutlich wird. Der Kern der Antipoden teilt sich ziemlich selten. Die Polkerne liegen einige Zeit in Kontakt. Die Zellen des Eiapparats sind verhältnismässig klein, die Synergiden spitz. Einen Nuzellusrest findet man natürlich niemals oberhalb des Eiapparats. Der Embryosack nimmt vor der Befruchtung ganz bedeutend an Grösse zu, sein Volumen vervielfältigt sich, er ist plasmaarm. Der Nuzellus tritt nach der Zunahme weniger hervor und bleibt an der Basis des Embryosacks, wo er sich allmählich auflöst. Die um die Antipoden liegenden Nuzelluszellen lösen sich teilweise auf, der Embryosack erhält dadurch eine chalazale Vertiefung, die besonders dadurch hervortritt, dass er sich hier im Gegensatz zu seinen übrigen Teilen nicht erweitert (Fig. 13 *d*). Ein Abwärtsachsen des Embryosacks in die Chalaza erfolgt jedoch nicht, der Abstand von der unteren Oberfläche der Samenanlage bleibt gleich. Eine Gruppe Zellen in der Chalaza hatte verholzte Wände. Die Epidermiszellen am Funikulus werden plasmareich und die auf seinem unteren Teil sind verlängert; der Mikropylkanal ist ziemlich lang und gebogen. Die Endosperm bildung ging in gewöhnlicher Weise vor sich und der Embryosack wurde bald (in ähnlicher Weise wie bei *Archangelica*) mit Gewebe ausgefüllt. Der in der Chalaza befindliche schmale Teil des Embryosacks obliterierte. Die Ausbuchtung verschwand dadurch, dass das sie umgebende Integumentgewebe sich zusammenschloss, wodurch die untere Endospermgrenze, an der sich eine Ansammlung von Zytoplasma mit Kernen gebildet hatte, von der unteren Fläche des Samens weiter entfernt wurde. Wo die Basis des Nuzellus war, verblieben unten in der Chalaza einige chromophile Zellen, und ein Strang stark verlängerter, schmaler Zellen erstreckte sich von dort nach dem Embryosack hinauf. Eine deutliche Hypostase (wie bei *Carum*) fehlte jedoch. Die Entwicklung des Embryos begann später als bei *Carum*, und der eigentliche Embryo wurde in der Regel angelegt, bevor sich einige Zellen im Suspensorteil vertikal geteilt hatten (Fig. 12 *p*). (Ausnahme s. Fig. 11 *h*, wo der eigentliche Embryo gerade angelegt wird.)

Foeniculum. Die Entwicklung erfolgte bei *Foeniculum vulgare* MILL. ganz genau so wie bei *Anethum*. Der Nuzellus war auch hier lang und streckte sich unter die EMZ; und hier konnte man noch deutlicher sehen wie der einkernige Embryosack in diesen sterilen Teil des Nuzellus hinunterwächst, (Fig. 13 *e*). Der vierkernige Embryosack dürfte im allgemeinen den Nuzellus etwas höher oben durchbrechen als bei *Anethum*. Der neugebildete Embryosack war von gleicher Höhe wie der Nuzellus (Fig. 13 *f*). Im übrigen waren in der Regel Samenanlage, Nuzellus und Embryosack grösser als bei *Anethum*. In der Chalaza findet sich ein Strang von verlängerten, teilweise auseinandergefallenen Zellen unter dem Embryo-

sack, die wahrscheinlich im Dienste der Nahrungsleitung stehen und wie bei *Anethum* entstanden sind. Der Embryo bildete zunächst eine Reihe von mehreren plasmaarmen Zellen (Fig. 13 g). In einigen älteren Früchten war degeneriertes Endospermgewebe, und der Embryo hatte eine abweichende Form, da sämtliche Proembryozellen der Länge nach geteilt waren, obwohl die Entwicklung des eigentlichen Embryos aus der apikalen Zelle noch nicht begonnen hatte; die Endospermverhältnisse waren hier ähnlich den bei *Ammi* beschriebenen.

Aethusa. Auch bei *Aethusa cynapium* L. erfolgte die Entwicklung in ähnlicher Weise. In der hängende Samenanlage waren 3 bis 6 EMZ, im allgemeinen waren es mehr als bei *Anethum*. Zwischen deren basalen Teil und der Epidermis waren sterile Zellen eingeschoben. In Fig. 14 a sieht man drei EMZ mit Kern in Metaphase, und ausserdem waren noch zwei EMZ in diesem Nuzellus vorhanden, von denen die eine in der Figur undeutlich sichtbar ist. Die Teilungen in den Pollenmutterzellen waren in der Blüte, der diese Samenanlage zugehörte, gerade beendet. Nach der Makrosporenbildung zeigte der Nuzellus denselben Anblick wie bei den vorhergehenden Arten mit schwarzen degenerierten Zellen, sterilen Zellen, degenerierenden EMZ und vor allem mit zahlreichen ausgewachsenen Makrosporen, arm an Inhalt, doch mit sehr deutlichen Wänden. Der Nuzellus biegt sich auch hier während der Wendung der Samenanlage, wird aber später wieder gerade bis auf eine schwach S-förmige Krümmung. Der vierkernige Embryosack hat dasselbe Aussehen wie bei den beiden vorigen Arten. Der Eiapparat ist klein und hat kleine Kerne. In einer Samenanlage fand sich ein kleiner, plasmaarmer, vierkerniger Embryosack neben dem normalen. In der Chalaza war eine Zellgruppe mit verdickten und verholzten Wänden. Wie bei *Anethum* und *Foeniculum* war kein Obturator auf dem Funikulus vorhanden. In einer jungen Frucht hatte die Samenanlage in dem einen Merikarp ein recht grosses Endosperm, während im anderen der Embryosack zwar wahrscheinlich befruchtet war, aber Eizelle und Zentralkern sich nicht geteilt hatten, jene war gross und plasmaarm; Samenanlage und Embryosack hatten jedoch dieselbe bedeutende Grösse erlangt wie in dem andern Merikarp; die Mantelschicht war verdrängt.

Seseli. Untersucht wurden *Seseli montana* L. und *S. gracile* WALDST. et KIT., beide aus dem hiesigen Botanischen Garten. Die abortierende Samenanlage im Merikarp ist klein, bei *S. montana* war sie einmal ins Ovarium hinuntergewachsen und hatte dort eine ähnliche Ausbildung erhalten wie die normale. Im Nuzellus der hängenden Samenanlage werden, soweit sich aus den ziemlich wenigen untersuchten Präparaten so junger Blütenknospen beurteilen lässt, gewöhnlich zwei, aber manchmal drei oder auch nur eine EMZ ausgebildet. In der Regel bilden sich zwei Makrosporentetraden, die dann bald ähnlich aussehen wie bei *Anethum*. Der Nuzellus ist hier bedeutend kürzer, aber er biegt sich dennoch bei *S. montana* bei der Wendung der Samenanlage. Die auswachsende Makrospore wächst nur wenig in die Chalaza hinunter, ehe sie durch den Nuzellus emporwächst, der in der Nähe

des Scheitels durchbrochen wird, wobei die Epidermis als Schale an der Basis des Embryosacks zurückbleibt. Der vierkernige Embryosack gleicht dem bei *Anethum*.

Bei *S. gracile* wuchsen oft mehrere Makrosporen zu Embryosäcken aus. Einige Male war bei dieser Art eine Makrospore in die Chalaza hinuntergewachsen und hatte sich dort zum Embryosack ausgebildet, der jedoch nicht älter als im Vierkernstadium beobachtet wurde. Er liegt in einem grossen Hohlraum, der mit dem des normalen Embryosacks in Verbindung steht. In jenem fanden sich einmal zwei noch junge Embryosäcke, sodass die Samenanlage also drei solche gleichzeitig enthielt. In der Literatur sind einige Fälle beschrieben, in denen ein Embryosack auf diese Weise eine andere Richtung einschlagen und in die Chalaza hinunterwachsen kann; dies geschieht z. B. ziemlich oft bei *Asperula montana* (LLOYD 1902), wo er sogar in den Funikulus hinauswuchs, bei *Erigeron glabellus* (CARANO 1920 und 1921), bei *Cardamine bulbosa* (SCHWARZENBACH 1922) sowie einmal bei *Alchemilla pastoralis* (MURBECK 1902). Diese alle haben ein mehrzelliges Archespor und bilden eine grosse Zahl von Makrosporen. Es ist möglich, dass der Druck der obenliegenden Sporen eine Zeitlang das Aufwärtswachsen der keimenden Makrospore verhindert hat, wodurch ein Wachstum in entgegengesetzter Richtung bisweilen ausgelöst wurde.

Bei *S. gracile* pflegten, wie erwähnt, recht oft ausser dem normalen Embryosack auch noch andere aufzuwachsen. Diese wurden von einer oder einigen der persistierenden Makrosporen gebildet. Sie waren jünger als der normale, was darauf hindeutet, dass diese Makrosporen sich später entwickelten, und ausserdem waren sie auch immer kleiner als jener, selbst wenn sie vollständig ausgebildet waren. Gewöhnlich schossen sie von der Chalazagegend gerade hinauf in den Embryosack. Häufig, besonders wenn sie noch jung waren, waren sie von einer sehr deutlichen, mittels Lichtgrün färbbaren Wand umgeben (Fig. 15 a und b). Dies ist die Makrosporenwand, die sich in selbener Masse erweitert hat, wie der Embryosack gewachsen ist. Sie ist jedoch, wenn er eine gewisse Grösse überschritten hat, weniger deutlich. Gewöhnlich war nur ein solcher sekundärer Embryosack vorhanden, oft aber waren es mehrere; es wurden bis zu fünf solche beobachtet, und, sobald es mehr als einer war, reichten sie immer verschieden hoch hinauf im Embryosack; einige von ihnen waren also, auch wenn sie ganz ausgewachsen waren, nur sehr kurz. Häufig waren sie vollkommen normal ausgebildet (Fig. 15 a). Die Zellen des Eiapparats erhielten jedoch nicht ihre definitive Gestalt. Der verlängerte Oberteil der Synergiden wird nicht ausgebildet, sondern sie bleiben isodiametrisch; oft waren sie rund. Die Vakuolen waren selten typisch ausgebildet. Es scheint, als sei ein Kontakt mit festem Gewebe an der inneren Mündung des Mikropylkanals eine notwendige Bedingung für die Ausbildung eines völlig normalen Eiapparats. Die Polkerne verschmelzen, und der gebildete Zentralkern liegt dicht am Eiapparat. Einmal fanden sich in einem sekundären Embryosack drei Polkerne (Fig. 15 b), die gerade miteinander verschmolzen. Oft waren Kerne, bezw. Zellen nur an dem nach dem Integumenthohlraum zu liegenden Ende des sekundären Embryosacks vorhanden; am chalazalen Ende fehlten sie. In dem im Sommer 1921 fixierten

Material fanden sich sekundäre Embryosäcke in etwa 35 bis 40 % der Samenanlagen, die Blüten angehörten, die kurze Zeit vor oder nach der Anthese gesammelt worden waren; in dem im Sommer 1922 fixierten Material waren sie bedeutend seltener, nämlich nur in 12 bis 15 %, obwohl die Zahl der Fixierungen grösser war. Das Individuum, dem die Blüten entnommen waren, war das gleiche, und möglicherweise kann die Verschiedenheit in der Temperatur der beiden Jahre — der Sommer 1921 war ungewöhnlich warm und sonnig, der Sommer 1922 dagegen kalt und regnerisch — die Ursache für genannte Verschiedenheit sein. Ein Fall, in dem man deutlich eine Befruchtung eines der sekundären Embryosäcke hätte konstatieren können, kam nicht vor. Bei *Cardamine bulbosa* hat SCHWARZENBACH kürzlich ähnliche Verhältnisse gefunden (1922, Seite 483). Ein vielzelliges Archespor ist vorhanden, 1 bis 6 Embryosäcke entwickeln sich mehr oder weniger weit, nur einer von ihnen wird befruchtet; diesen nennt der Verfasser primär, die übrigen, die degenerieren, sekundär.

Mit einigen Worten sei auch der normale Embryosack von *S. gracile* erwähnt. Er wächst stark vor der Befruchtung. Seine Breite variierte bedeutend in Samenanlagen von gleichem Alter. Der Mikropylkanal war bald gerade bald mehr oder weniger gebogen. Auf dem Funikulus befand sich zuweilen ein kleinerer Obturator. In den älteren Blüten erfolgte gewöhnlich Befruchtung. Recht oft unterblieb sie aber auch, und die Mantelschichtzellen wuchsen dann mehr als gewöhnlich, wuchsen in den Hohlraum des Embryosacks hinein und teilten sich dort. Endosperm- und Embryobildung zeigten keine Abweichungen. Sämtliche Kerne des Endosperms waren in Teilung in einer Samenanlage von *S. gracile*, in der sich zwei Zellschichten auf der Rapheseite des Endosperms bildeten. Der Embryo war in dieser Samenanlage nur zweizellig. Der in Fig. 14 *b* abgebildete Embryo gehörte zu einer Samenanlage, die mit Endospermgewebe ausgefüllt war. Die Embryoentwicklung erfolgt also anfangs langsam. Fig. 14 *c* zeigt ein älteres Stadium. Bei *S. montana* enthielten besonders die im chalazalen Teil des Endosperms befindlichen Zellen hypertrophierte Kerne von oft unregelmässiger Form mit grossem Nukleolus und drei- bis viermal so grossem Durchmesser wie die gewöhnlichen Endospermkerne.

In einigen älteren, im Herbst fixierten Früchten von *S. gracile* war das Endosperm in Degeneration. Die Zellen waren an vielen Stellen völlig entleert, nur die Wände waren noch vorhanden. Andere Zellen enthielten grosse Vakuolen, die sich als Einleitung der Auflösung gebildet hatten. Die Kerne waren in einer oder der anderen Zelle bedeutend vergrössert. An anderen Stellen wiederum war das Endosperm eingetrocknet. Die Embryokugel war tot, der breite Suspensor dagegen schien gesund zu sein. Denken wir uns diese Auflösung und Degeneration eine Zeitlang fortgesetzt, dann würden wir genau dieselben Verhältnisse erhalten, wie sie bei *Ammi* beschrieben worden sind.

Oenanthe. Die Entwicklung bei *Oenanthe pimpinelloides* L. weicht von der der zuletzt geschilderten Umbelliferen ab und zeigt dagegen Ähnlichkeit mit der der vorübergehenden Gruppen. In den Kleindolden findet man immer zahlreiche männ-

liche Blüten, in denen sich die angelegten Ovarien nicht erweitern und die vier Samenanlagen sehr klein und ohne Integument blieben. In den normalen Samenanlagen wurde stets nur eine EMZ ausgebildet, die vier Makrosporen hervorbringt, wenn das Integument über den Nuzellus hinaufwächst. Die Teilung der Pollenmutterzellen ist dann längst beendet. Der Nuzellus ist ziemlich kurz und hat ein

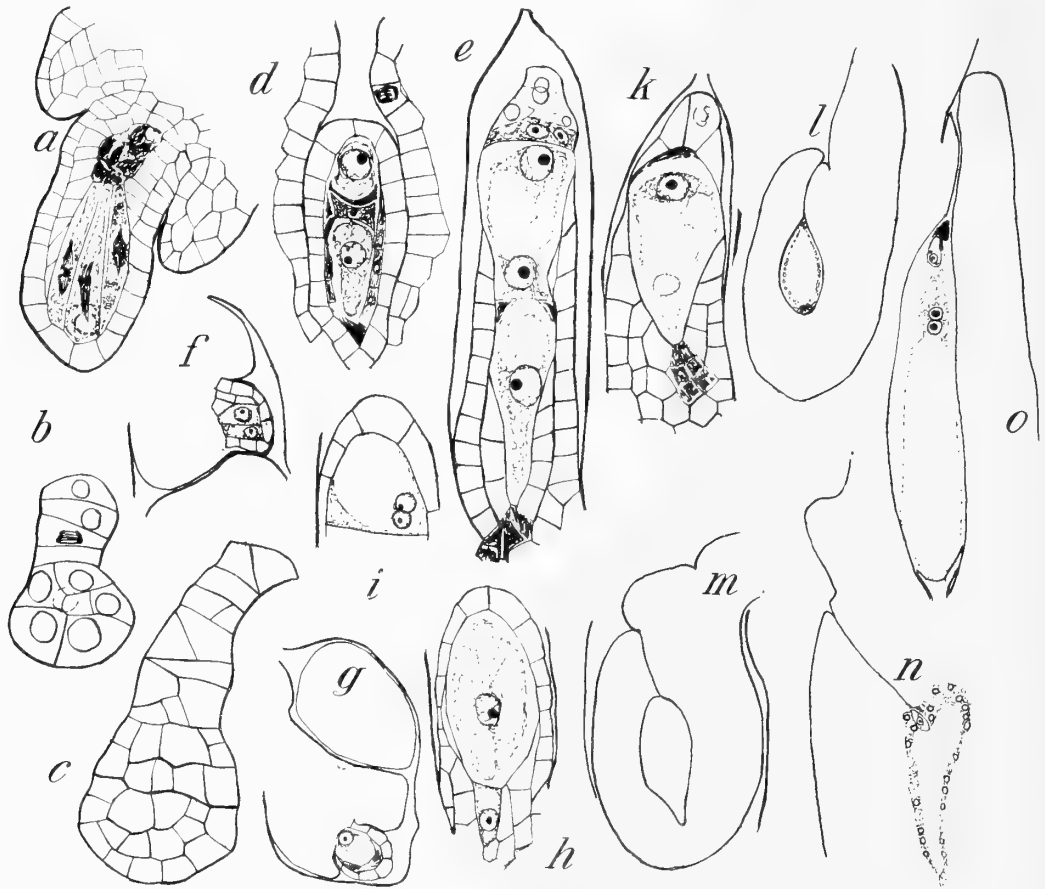


Fig. 14. *a* *Aethusa cynapium*. Nuzellus. Ausser den in diesem Schnitt befindlichen waren noch 2 EMZ vorhanden. $\times 500$. *b* *Seseli montana*. Embryo. $\times 500$. *c* *S. gracile*. Embryo. Dermatogen wird gebildet. $\times 500$. *d*—*e* *Oenanthe pimpinelloides*. *d* Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. *e* 2 Makrosporen im Keimen. $\times 500$. *f*—*h* *Portenschlagia ramosissima*. *f* Aufsteigende Samenanlage. $\times 300$. *g* Merikarp mit rudimentären Samenanlagen. $\times 300$. *h* Nuzellus, Makrospore 3 (?) gross. $\times 500$. *i* *Silaus tenuifolius*. Oberteil eines Nuzellus. Der Kern geteilt in einer der degenerierenden Makrosporen. $\times 500$. *k*—*l* *Meum athamanticum*. *k* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. $\times 500$. *l* Samenanlage mit Endospermkernen. $\times 45$. *m*—*n* *Angelica silvestris*. *m* Samenanlage. $\times 45$. *n* Oberteil der Samenanlage nach der Befruchtung. Das Endosperm schiebt sich über die Eizelle hinauf. $\times 80$. *o* *Levisticum officinale*. Teil einer Samenanlage mit befruchtetem Embryosack (s. Fig. 15 c_1 und c_{II}). $\times 80$.

Lager steriler Zellen zwischen den Makrosporen und der Epidermis. Die Makrosporen verhalten sich nicht so wie bei *Anethum*. Sie wachsen eine Zeitlang, aber dann degenerieren sie, gewöhnlich zuerst die beiden obersten, die oft in gleicher Höhe lagen; zuweilen jedoch hatte die oberste eine grössere Lebensdauer (Fig. 14 *d*).

Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack, doch dürfte dies nicht immer der Fall sein (Fig. 14 e): hier ist Spore 3 ein zweikerniger Embryosack, Spore 4 ist gross und muss als einkerniger Embryosack bezeichnet werden, die Sporen 1 und 2 liegen in gleicher Höhe und sind klein. Der Nuzellus wird zuerst ringsherum an den Seiten verdrängt, dann aber gewöhnlich auch am Scheitel. Manchmal findet man aber doch noch Reste der Nuzellusepidermis oberhalb des Eiapparats, und auch eine persistierende Makrospore wurde hier einmal beobachtet, die die Synergiden daran hinderte, ihre definitive Form anzunehmen.

Der Embryosack ist ziemlich kurz, wenn auch breit. Die Mantelschicht ist sehr gut entwickelt. Der Mikropylkanal ist gerade, und auf dem Funikulus befindet sich ein Obturator. Die Synergiden sind gross, die Eizelle ist ungewöhnlich breit und enthält oft, aber nicht immer, chromophile Körner vor der Befruchtung. Der Zentralkern legt sich früh an den Eiapparat. Die Antipoden, anfangs drei, darunter eine lange chalazale, machen stets wie bei *Astrantia* und *Eryngium* Teilungen durch, wobei höchstens zehn Zellen gebildet werden. Der chalazale Antipode teilt sich gewöhnlich zuerst.

Portenschlagia. Von *Portenschlagia ramosissima* Vis. wurde nur eine Fixierung gemacht, sie stammte von dem im hiesigen Botanischen Garten befindlichen Exemplar. Die jüngsten Blüten waren Seitendolden hoher Ordnung entnommen, sodass die beobachtete Entwicklung vielleicht nicht die typische ist. Die abortierenden Samenanlagen hatten die Tendenz, in das Ovarium hinunterzuwachsen (Fig. 14 f), wo sie dann eine ähnliche Ausbildung erhielten wie die hängenden. Fast immer waren sie gut entwickelt mit kurzem Integument und einer oder zwei EMZ, von denen sich oft wenigstens die eine teilte und die Entstehung von vier unregelmässig liegenden Makrosporen bewirkte, die jedoch bald degenerierten. Die hängenden Samenanlagen waren kurz. Ihr Nuzellus wurde mit einer grossen EMZ beobachtet, ausser dieser war zuweilen eine kleinere da, die im Begriff war, verdrängt zu werden. Ein Nuzellus mit zwei jungen Makrosporentetraden wurde auch wahrgenommen, und es ist nicht möglich zu sagen, ob ein ein- oder mehrzelliges Archespor das Typische ist. Der Nuzellus ist auch nach der Sporenbildung ungewöhnlich kurz. Die Makrosporen nehmen ein ähnliches Aussehen an wie bei *Anethum*. Die chalazale wächst nach oben und füllt bisweilen den ganzen Nuzellus (Fig. 14 h), der wie bei *Seseli* am oder nahe am Scheitel an einer begrenzten Stelle zerstört wird, sodass die Epidermis um die Basis des Embryosacks herum erhalten bleibt. Letzterer ist ziemlich breit, schwach kampylotrop und enthält kleine Zellen. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. In einigen Fruchtknoten fanden sich Samenanlagen, die klein und in der Entwicklung des sterilen Gewebes zurückgeblieben waren, während die des sporogenen normal erfolgte; so enthielt beispielsweise eine Samenanlage, die noch klein und gerade war und ein unbedeutendes Integument besass, einen einkernigen Embryosack (Fig. 14 g).

Athamanta. Bei *Athamanta Matthioli* WULF. fand sich immer nur eine EMZ, die in Teilung war, wenn die Samenanlage in der Horizontalebene lag. Über ihr

teilen sich zuweilen einige Epidermiszellen periklin. Dann waren bereits eine Zeitlang einkernige Pollenkörner in den Antheren vorhanden. Der fertige Embryosack ist ziemlich lang und schmal. Die Antipoden sind reich an Plasma.

Silaus. Bei *Silaus tenuifolius* DC. hatten die aufsteigenden abortierenden Samenanlagen verschiedene Ausbildung. In Fixierungen aus dem Jahre 1921 war das Integument ein kurzes Stück ausgewachsen, ein mehr oder weniger langer Nuzellus war sichtbar. Dieser enthielt Makrosporen (jüngere Stadien wurden nicht untersucht), deren Zahl zwischen eins und vier variierte. Zuweilen war eine einzige vierkernige vorhanden, oder es waren zwei zweikernige oder vier einkernige, oder aber vier Makrosporen, wo in einer oder der anderen der Kern sich geteilt hatte. 1922 waren die Samenanlagen schlechter entwickelt, und nicht immer wurde eine EMZ in ihnen angelegt. Makrosporen bildeten sich nicht. Die hängenden Samenanlagen enthalten nur eine EMZ, und sterile Zellen liegen zwischen dieser und der Epidermis nicht nur um ihren unteren Teil. Der Nuzellus ist ziemlich breit und kurz und hat zahlreiche chromophile Zellen in der Chalaza. Die chalazale Makrospore wuchs — wenigstens zuweilen — ein wenig in die Chalaza hinab, ohne jedoch diese Zellen zu verdrängen. Die Makrosporen erhalten ein ähnliches Aussehen wie bei *Anethum*, werden gross, plasmaarm und haben deutliche Wände. Eine oder mehrere persistieren oft, und manchmal hatte sich in einer solchen Makrospore der Kern geteilt, sodass sie zwei kleine, dicht nebeneinander liegende Kerne enthielt (Fig. 14 i). In dem vierkernigen Embryosack liegen die chalazalen Kerne in gleicher Höhe. Der Nuzellus wird erst an den Seiten verdrängt, und an der Mikropyle bleiben Epidermisreste übrig sowie ausserdem zuweilen eine oder zwei Makrosporen, was bewirkt, dass der Eiapparat auf der Seite liegt und eine Zeitlang nicht seinen richtigen Platz einnehmen kann. Die Antipoden sind ziemlich gross und persistierend; einer von ihnen liegt etwas weiter unten in der Chalaza und ist länger als die anderen.

Meum. *Meum athamanticum* JACQ. hatte einen ziemlich kurzen Nuzellus, der immer nur eine EMZ enthielt, wenn die Antheren einkernige Pollenkörner enthielten. Die EMZ war ziemlich klein, und zwischen ihr und der Epidermis liegen sterile Zellen. In Samenanlagen, in denen die EMZ degeneriert war, war die Zahl der sterilen Zellen grösser als normal. Die chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, der den Nuzellus zumeist erst längs den Seiten zerstört, während der Scheitel lange unversehrt bleibt (Fig. 14 k). Die Makrosporen bekommen kein solches Aussehen wie bei *Anethum*. Eine der oberen Makrosporen kann noch persistieren, wenn der Embryosack fertiggebildet ist, und dessen Eiapparat liegt dann zuweilen seitlich; wenn die Makrospore sehr gross war, konnten die Synergiden dann bisweilen ihren spitzen oberen Teil nicht ausbilden, sondern waren kugelförmig (siehe *Seseli*). In der persistierenden Makrospore war der Kern manchmal geteilt. Der Nuzellus wurde mitunter in der Weise verdrängt, dass keine Makrospore und nur ein ganz unbedeutender Epidermisrest persistierte. Die chalazalen Kerne des vierkernigen Embryosacks liegen in gleicher Höhe. Die Samenanlage

ist gross und hat ein dickes Integument. Der fertige Embryosack ist breit aber recht klein und wächst auch nach der Befruchtung verhältnismässig wenig (Fig. 14 l). Die Zellen der Mantelschicht sind dann sehr plasmareich, waren aber vorher nicht besonders bemerkbar. Der chalazale Nuzellusrest ist ziemlich unbedeutend, und dort liegen die ziemlich grossen Antipoden, deren Kerne sich in der Regel teilen. Die Zellwände der deutlichen Hypostase werden von Saffranin kaum gefärbt. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich gross, und neben ihm legt sich frühzeitig der Zentralkern. Die männlichen Blüten waren sehr zahlreich auch in den ältesten Dolden. In den zwittrigen Blüten kamen häufig Anomalien vor. In vielen Samenanlagen entwickelte sich kein Embryosack. Eine Samenanlage war apotrop, enthielt aber einen schmalen vierkernigen Embryosack. Das Integument war zuweilen ungewöhnlich gross und dick. Es hatte auf der Funikulusseite einer Samenanlage eine so kräftige Ausbildung erhalten, dass der fertiggebildete Embryosack in der Horizontalebene lag.

Peucedaneae—Angelicinae.

Angelica. Untersucht wurden teils *Angelica silvestris* L., teils *A. lucida* L., eine der nordamerikanischen Arten, die im Botanischen Garten vorhanden war. Die jüngeren Stadien wurden bloss bei letzterer studiert. Der Nuzellus enthält gewöhnlich zwei bis drei EMZ und ist kürzer als bei *Anethum*. Oft teilt sich wahrscheinlich nur eine von diesen, und die Makrosporen nehmen dasselbe Aussehen an wie bei *Anethum*, d. h. gewöhnlich scheint bloss eine Makrosporentetrade in dieser Weise ausgebildet zu sein. Die unterste Makrospore wächst zuerst etwas in die Chalaza hinunter, aber dann aufwärts in den Nuzellus, wobei sie die übrigen Sporen zerstört. Nach der Kernteilung liegen die beiden entstandenen Kerne eine Zeitlang ganz dicht beisammen, wandern aber dann auseinander. Der vierkernige Embryosack erfüllt den Nuzellus fast gänzlich, der schliesslich hoch oben nahe dem Scheitel in der Weise durchbrochen wird, dass die Nuzellusepidermis um die Basis des Embryosacks herum erhalten bleibt und sich dort auf der einen Seite höher hinauf erstreckt. Der Embryosack, der neugebildet noch ziemlich klein und schmal ist, nimmt vor der Befruchtung bedeutend an Grösse zu. Bei der Anthese ist die Samenanlage gross, ihr Integument dick und der Mikropylenkanal lang und gerade. Auf dem ziemlich grossen Funikulus befand sich ein Obturator von lakunärem Gewebe, das dadurch gebildet worden war, dass die äussere Zellschicht sich von der inneren losgelöst hatte. Die Antipoden sind plasmaarm, einkernig und weit unten in der Chalaza belegen. Der Zentralkern ist ziemlich klein und liegt lange Zeit in der Mitte des Embryosacks. In einem Merikarp war die normale Samenanlage aufwärtsgewachsen und in dessen oberen Teil eingeklemmt worden; das Integument war unentwickelt, aber der Nuzellus gross.

Bei *Angelica silvestris* ist im Ovarium viel Platz vorhanden. Die hängenden Samenanlagen haben einen breiten, grossen Nuzellus. In diesem wurden viele

»anethumartige« Makrosporen und einige degenerierende EMZ wahrgenommen. Viele EMZ waren also vorhanden gewesen. Eine chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, der sich wie bei *A. lucida* verhält. Der fertige Embryosack war gross und breit, seine Mantelschicht war wie bei *A. lucida* wenig entwickelt. Die Samenanlage war gross und ihr Integument sehr dick. Der Funikulus ist sehr kurz und beinahe horizontal, seine Epidermiszellen nicht plasmareich, und über dem geraden Mikropylenkanal befindet sich ein grosser Obturator aus lockerem Gewebe (Fig. 14 m). Nach der Befruchtung nimmt das Integumentgewebe stark zu, während der Embryosack in viel geringerem Masse wächst. Der junge Embryo war kurz und keulenförmig, indem sich schräge und senkrechte Wände frühzeitig bilden. Die starke Entwicklung der Rapheseite der Samenanlage bewirkt, dass der Mikropylenkanal und damit auch die befruchtete Eizelle nach aussen verschoben werden und der Embryosack mit Endospermkernen auf der Rapheseite über die Eizelle hinaufwächst (Fig. 14 n).

Archangelica. Das untersuchte Material von *Archangelica officinalis* HOFFM. erwies sich als wenig befriedigend, da Anomalien in grosser Zahl vorhanden waren. Bezüglich der rudimentären Samenanlagen sagt FAMILLER (1896, Seite 160), dass in ihnen vier bis fünf EMZ angelegt werden, die degenerieren, ohne sich zu teilen. In diesem Material waren bis zu zehn EMZ in dem grossen Nuzellus, und verschiedene von ihnen teilten sich. Die gebildeten Makrosporen degenerierten, und in älteren Ovarien sind die aufsteigenden Samenanlagen im Vergleich zu den hängenden sehr klein. Die letzteren waren beim Auswachsen nach aussen gerichtet. Der Nuzellus war breit, bei der Umbiegung der Samenanlage wurde er vorübergehend deformiert. Mindestens fünf EMZ waren vorhanden, gewöhnlich waren es mehr. Die weitere Entwicklung war ähnlich der bei *Angelica silvestris*. Die Samenanlage ist sehr gross, sie hat ein dickes Integument und enthält einen grossen Embryosack. Der Kern der Antipoden teilt sich, die Zellen des Eiapparats sind ziemlich klein. Der Funikulus ist sehr kurz und dick, oberhalb des geraden Mikropylenkanals hat er einen grossen Obturator. Die Epidermiszellen auf diesem sind sehr plasmareich. Die Ovarien waren oft unvollständig zusammengewachsen, die Samenanlagen missgebildet. Die Endospermbildung bei dieser Art hat HEGELMAIER (1885) ausführlich geschildert.

Levisticum. Sowohl die abortierenden als auch die normalen Samenanlagen bei *Levisticum officinale* KOCH enthielten nur eine EMZ. In den letzteren war der Nuzellus kurz, und sterile Zellen lagen zwischen Mutterzelle und Epidermis. Weitere Stadien der Entwicklung wurden erst beobachtet, als der Mikropylenkanal gebildet war. Der Nuzellus war auch dann noch ungewöhnlich kurz. Eine der nicht chalazalen Makrosporen kann wachsen und die Nuzellusepidermis zerstören (Fig. 16 a). Die chalazale Makrospore wächst jedoch aufwärts durch den Nuzellus und bricht sich Bahn durch ihn hoch hinauf (Fig. 16 b), dabei lässt sie in der Chalaza teils den zellreichen, basalen Teil des Nuzellus zurück, der lange sichtbar ist, teils auch einen Teil der Epidermis, die mit der Zeit undeutlich wird. Der Kern der

persistierenden Makrospore kann sich manchmal teilen. Einmal war ein kleiner, zweikerniger Embryosack neben dem normalen vorhanden. Der Embryosack war bei der Befruchtung lang, ziemlich schmal und schwach gebogen. Die Samenanlage hat ein dickes Integument und einen ziemlich langen Mikropylkanal, der nur wenig gebogen ist, obwohl der äussere Teil des Integuments hoch nach oben gewachsen ist (Fig. 14 o). Die Antipoden bleiben einkernig, die Polkerne waren bei der Befruchtung nicht miteinander verschmolzen, sie liegen in Kontakt unter dem Eiapparat. Die Synergiden waren da lang und spitz und enthielten eine kleine Vakuole.

Die Befruchtung wurde bei dieser Pflanze beobachtet. Der Pollenschlauch war deutlich sichtbar am Eingang des Mikropylkanals, wo er oft wurmförmig gedreht war. In der Eizelle pflegten sich unmittelbar vor der Befruchtung einige kleine, chromophile Körnchen zu bilden. Nachdem der Spermakern in sie hineingelangt ist, sind sie in grösserer Zahl vorhanden, und ferner scheint möglicherweise chromophile Substanz mit dem Spermakern in die Eizelle zu geraten. Auch ein oder mehrere grosse chromophile Körper, die auch in stark abgefärbten Präparaten Spermakernen zuweilen sehr ähnlich waren, konnten in der Eizelle vorhanden sein. In der zerstörten Synergide konnte man zuweilen den desorganisierten Kern erkennen (nur einmal war ausserdem noch ein schwarzer Körper zu sehen, möglicherweise der Schlauchkern, vgl. S. 38). Manchmal hatte der Pollenschlauch seinen Inhalt in beide Synergiden ergossen (vgl. *Oenothera* ISHIKAWA 1918), und beider Kerne waren dann desorganisiert. Kurz nachdem die Spermakerne die Synergide verlassen haben, sieht man in dieser zuweilen einen Hohlraum (Fig. 15 d), der die Stelle anzeigt, an der die Spermakerne gelegen haben (vgl. JUEL 1907). Wie diese die Synergide verlassen und in die Eizelle oder die Endospermanlage hineinkamen, wurde nicht beobachtet. Synergidenzytoplasma fand sich zwar nach einiger Zeit gewöhnlich an der Eizelle, fehlte aber vollständig in einigen Embryosäcken, wo die Spermakerne die Synergide gerade erst verlassen hatten (s. Fig. 15 d). Die Form der Spermakerne variierte, ebenso auch ihre Grösse. Sie haben nicht dasselbe Aussehen wie bei *Carum*. Sie sind sehr chromatinreich, immer ohne Nukleolus, ellipsoidisch und gewöhnlich am einen Ende dicker. In Fig. c_{II} sieht man einen, der sehr gestreckt ist und einem *Triticum*-Spermakern gleicht (SAX 1918). Er ist unterwegs zu den Polkernen, und dass sich der Spermakern dabei streckt, wurde von SAX bei *Fritillaria* gefunden (1916). Bei verschiedenen Pflanzen hat man vorher beobachtet, dass die Form der Spermakerne im Embryosack variiert, so bei *Fritillaria* (SAX 1916), *Juglans regia* und *nigra* (NAWASCHIN 1909, 1913), *Lilium*-Arten u. a. (NAWASCHIN 1909, BLACKMAN und WELSFORD 1913), was nach NAWASCHIN, BLACKMAN und WELSFORD u. a. daher kommt, dass sie selbständige Bewegungsfähigkeit besitzen.

In Fig. 15 d scheinen an der Eizelle drei Spermakerne zu liegen; der kleinere in der Mitte ist vielleicht jedoch kein Spermakern, sondern eine Art chromophiler Körper (»X-Körper«?): mehr als ein Pollenschlauch schien diesen Embryosack nicht befruchtet zu haben, und es fanden sich keine anderen Bildungen, die als Sperma-

kerne hätten gedeutet werden können (ISHIKAWA 1918, hält es indessen für nicht unwahrscheinlich, dass ein und derselbe Pollenschlauch mehrere Spermakerne enthalten kann). Mehrmals wurde der Spermakern in der Eizelle beobachtet. In Fig.

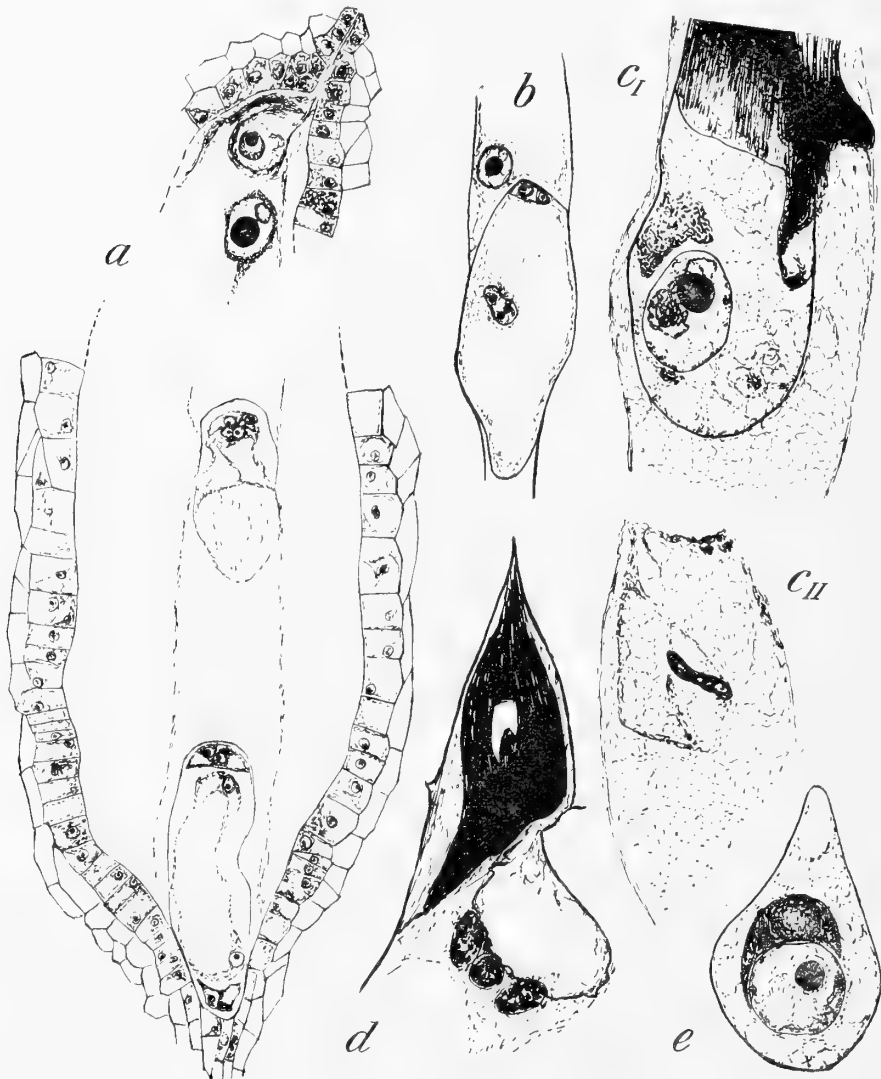


Fig. 15. *a-b Seseli gracile*. *a* Zwei sekundäre Embryosäcke. Ein Teil des primären ist nicht gezeichnet. $\times 225$. *b* Sekundärer Embryosack sowie Zentralkern des primären. $\times 225$. *c-e Levisticum officinale*. c_1 c_{II} gehören zu dem Embryosack in Fig. 14 *o*. $\times 1160$. c_1 Spermakern in Spirem ist im Eikern sichtbar. c_{II} Spermakern unterwegs zu den Polkernen. *d* Spermakerne (3 Stück?) unter der Eizelle. $\times 1100$. *e* Spermakern? in Kontakt mit dem Eikern. $\times 1160$.

15 *e* ist er in Kontakt mit dem Eikern und hat eine ungewöhnliche Grösse (man kann in Zweifel sein, ob es ein Spermakern ist, siehe oben). Das Chromatin des Eikerns hat begonnen sich zu konzentrieren. In Fig. 15 c_1 ist die Kernverschmelzung beendet: der Spermakern, aber nicht der Eikern, ist in Prophase (Spirem).

In dem spätesten beobachteten Entwicklungsstadium war der Zygotenkern in Prophase mit zahlreichen deutlichen Chromosomen, im Embryosack hatten sich da nur vier Endospermkerne gebildet. Es ist jedoch wenig wahrscheinlich, dass die Embryobildung so früh beginnt; wahrscheinlich ist wohl, dass der Zygotenkern stattdessen in das Ruhestadium übergeht (vgl. S. 59). Schliesslich sei erwähnt, dass sich ein paarmal sicher zwei Spermkerne in der Eizelle zu befinden schienen, aber keiner bei den Polkernen oder auf dem Weg zu ihnen. Nach der Befruchtung lag oft ein chromophiler, spermakernähnlicher Körper noch in der Eizelle. In dem zu Fig. 15 e gehörigen Embryosack war der andere Spermakern in Spirem im oberen Polkern, Bei *Adoxa* hat LAGERBERG (1909) die Verschmelzung des Spermakerns mit dem oberen der beiden in Kontakt liegenden Polkerne beschrieben. Embryosäcke mit zwei und mit vier Endospermkernen wurden gesehen, aber keiner mit Zentralkern, weshalb die Polkerne wahrscheinlich nicht verschmelzen, sondern sich bei der ersten Teilung im Endosperm eine den beiden Polkernen gemeinsame Kernspindel bilden dürfte. Schliesslich sei erwähnt, dass ein jüngerer Embryosack beobachtet wurde, worin keine Antipoden vorhanden waren und der Eiapparat degeneriert war; in der Mitte dieses Embryosacks lagen drei Kerne in Kontakt, und ausserdem fanden sich zwei freie Kerne an anderen Stellen derselben. Die beiden letzteren und einer der in der Mitte befindlichen waren wahrscheinlich identisch mit den drei Antipodenkernen, um die sich kein eigenes Protoplast gebildet hatte.

Peucedaneae—Ferulinae.

Capnophyllum. In den jüngsten untersuchten Blütenknospen von *Capnophyllum dichotomum* LAG. befand sich trotz ihrer Kleinheit bereits ein langer, schmaler, zweikerniger Embryosack. Es schien, als sei nur eine einzige Makrosporentetrade vorhanden. Der vierkernige Embryosack hat einen langen, abwärtsgehenden, schmalen Chalazateil, und von den beiden unteren Kernen liegt der eine oberhalb des anderen. Der Nuzellus wird zuerst rund um den Embryosack zerstört, sein Scheitel zeigt bisweilen grössere Widerstandskraft, ist aber in älteren Embryosäcken verschwunden. Der übriggebliebene chalazale Teil des Nuzellus ist recht gross. Die Antipoden sind wie bei *Carinae* angeordnet, scheinen jedoch einkernig zu bleiben und liegen unten im Nuzellus. In älteren Embryosäcken fallen die Zellen in der Chalaza teilweise auseinander. Die chromophilen Zellen verlieren ihre Färbbarkeit und ihr Inhalt bildet eine ähnliche Masse wie bei *Carum*. Der Embryosack ist lang und schmal und wächst stark vor der Befruchtung. Der Funikulus ist sehr lang und hat einen deutlichen Obturator, auf dem der Pollenschlauch beobachtet wurde. Die Zellen der Mantelschicht sind zur Zeit der Befruchtung sehr reich an Plasma. Von dem freien Ende des Gefässstranges in der Raphe geht ein Strang verlängerter Zellen an den hypostasenartigen Zellkomplex in der Chalaza. In einem Merikarp war die aufsteigende Samenanlage abwärtsgewachsen und bildete sich ebenso aus

wie die normale. In dieser waren hier alle Makrosporen degeneriert, während jene einen normalen Embryosack enthielt.

Lophosciadium. Bei *Lophosciadium meifolium* DC. war der Nuzellus lang und gross und sah ähnlich aus wie bei *Foeniculum*. Zwei oder drei EMZ werden gewöhnlich ausgebildet, und neben ihnen findet sich ausserdem eine oder die andere grosse Zelle. Zwei Makrosporentetraden bilden sich in der Regel, und sie verhalten sich wie bei *Anethum*. Der fertige Embryosack ist zuerst ziemlich kurz, aber breit. Er wächst stark vor der Befruchtung. Die Antipoden sind noch nach der Befruchtung sichtbar. Die Epidermiszellen auf der Vorderseite des Samenstrangs sind plasmareich und teilen sich so rasch, dass sich mehrere obturatorartige Fältchen bilden. Der Mikropylkanal ist gerade, und über ihm befindet sich ein Obturator. Zur Zeit der Befruchtung sind die abortierenden Samenanlagen klein; die Epidermiszellen, vor allem auf deren Innenseite, weniger auf deren Unterseite, sind jedoch verlängert.

Ferula. *Ferula foetida* RGL. blühte vergangenen Sommer im Botanischen Garten, und einige Fixierungen wurden angefertigt. In den jüngsten Blütenknospen schienen zwei Makrosporentetraden vorhanden zusein. Die Samenanlagen waren jedoch in Degeneration, da die Blüten den kleinsten Seitendolden angehörten. Der Nuzellus war nach dem Aufwachsen des Integuments ziemlich schmal und hatte nur vier Makrosporen. Die chalazale wuchs zum Embryosack aus, aber eine der übrigen pflegt zu persistieren und grösser zu werden, sie fand sich oft neben oder über dem jungen Embryosack. Der Embryosack ist gross und breit, die Antipoden ziemlich gross, aber einkernig. Reste der Nuzellusepidermis waren in der Chalaza. Die Eizelle und eine Synergide sind in Figur 16 c abgebildet. Die Samenanlage war gross, sie hatte ein dickes Integument und einen langen, kräftigen Funikulus. Die Entwicklung der Blüte bei *Ferula Narthex*, hauptsächlich nach der Befruchtung, wurde von VODA (1912) untersucht; doch wird die Entwicklung des Embryosacks nicht beschrieben.

Ferulago. Bei *Ferulago galbanifera* КОСН war der junge Nuzellus breit und hatte mehrere EMZ, von denen einige sich teilten, andere verdrängt wurden (Fig. 16 d). Nachdem das Integument aufgewachsen ist, streckt sich der Nuzellus und enthält dann viele grosse Makrosporen. In der Entwicklung traten Störungen ein, die es unmöglich machten sie zu verfolgen. Der Nuzellus scheint vom Embryosack durchbrochen zu werden wie bei *Anethum*.

Opopanax. Bei *Opopanax Chironium* КОСН ist der Nuzellus breit und enthält eine Kalotte aus EMZ. Bis zu zehn solchen mit Kern in Synapsis wurden gleichzeitig beobachtet, doch waren einige der peripherischen ziemlich klein. Der Nuzellus hat ein ähnliches Aussehen wie bei *Archangelica*. Verschiedene EMZ teilen sich, und den Nuzellus erfüllen Massen von Makrosporen, die sich wie bei *Anethum* u. a. verhalten. Doch bleiben ihre Kerne in den Präparaten gewöhnlich lange deutlich und wohl gefärbt. Der Nuzellus wird in grosser Ausdehnung von der keimenden Makrospore zerstört und längs der einen Seite durchbrochen, sodass nur

ein ziemlich kleiner Teil übrigbleibt (ungefähr wie bei *Pastinaca*). Der Embryosack ist gross und breit, seine Mantelschicht recht gut entwickelt. Die Antipoden sind klein, und manchmal teilen sich ihre Kerne. Die Synergiden sind gross, ihr plasmagefüllter Teil breit, die Eizelle ist klein und schmal und ziemlich weit unten an der Seite befestigt (vgl. *Ferula*). Die Samenanlage ist gross, ihr Integument dick (Fig. 16 e), sie hängt an einem kurzen Funikulus, der oberhalb der Mikropyle einen grossen Obturator hat.

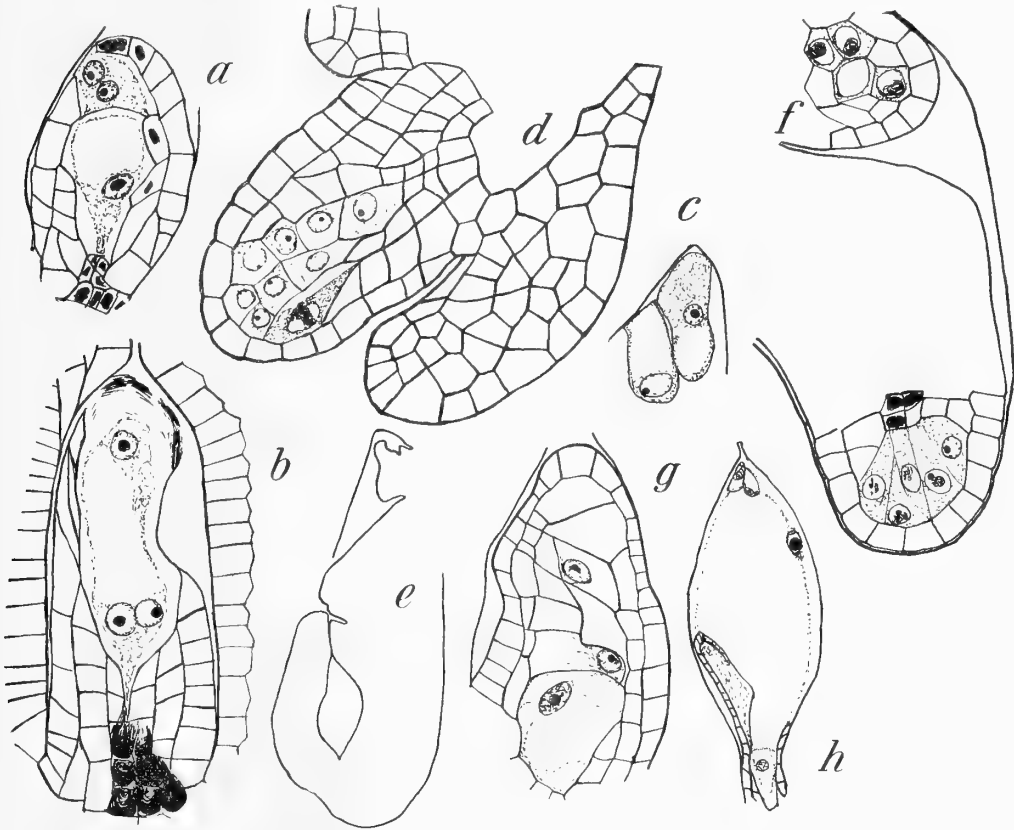


Fig. 16. a—b *Levisticum officinale*. a Nuzellus mit einkernigem Embryosack. $\times 500$. b Nuzellus mit vierkernigem Embryosack. $\times 500$. c *Ferula foetida*. Synergide und Eizelle. $\times 500$. d *Ferulago galbanifera*. Nuzellus (jung). $\times 500$. e *Opopanax Chironium*. Samenanlage. $\times 45$. f—h *Pastinaca sativa*. f Merikarp mit jungen Samenanlagen. $\times 500$. g Nuzellus mit Makrosporen (älter; das Integument war über ihn hinüber gewachsen). $\times 500$. h Embryosack. $\times 225$.

Peucedanum. Untersucht wurden *Peucedanum palustre* MOENCH (= *Thysselinum palustre* HOFFM.) und *P. hispanicum* LGE. (= *Imperatoria hispanica* BOISS.). *P. palustre* hatte kleine aufsteigende Samenanlagen, in denen sich manchmal ein paar ziemlich grosse EMZ befanden. Die hängenden Samenanlagen haben gewöhnlich vier EMZ in einem recht langen Nuzellus. Die peripherischen EMZ waren kleiner und lagen weiter unten. Der Nuzellus wurde bei der Wendung der Samenanlagen gebogen, doch nicht so stark wie bei *Anethum*, da er hier kürzer ist. Die Makro-

sporen verhalten sich wie bei *Anethum*. Nur in der einen Makrosporentetrade sind die Kerne deutlich. In einer der höher liegenden Sporen teilt sich bisweilen der Kern. Nachdem die eine Makrospore erst ein wenig in die Chalaza hinuntergewachsen ist, wächst sie dann hinauf durch den Nuzellus, den sie weit oben an der einen Seite durchbricht. Der fertige Embryosack ist ziemlich gross. Die Antipoden sind klein, liegen unten in der Chalaza, wo sich die ringsherum belegenen Zellen teilweise auflösen. Die Zellen des Eiapparats waren klein, die Synergiden spitz. Der Funikulus hatte eine gut entwickelte Epidermis und einen Obturator. Bei *P. hispanicum* ist der Nuzellus bedeutend kürzer, aber breiter als bei *P. palustre* und enthielt mindestens fünf EMZ, gewöhnlich mehr. Nur ein kleiner Nuzellusrest war am Embryosack zu finden. Dieser und seine Zellen waren grösser als bei *P. palustre*.

Pastinaca. Wildwachsende und gezüchtete *Pastinaca sativa* L. wurden fixiert. Die aufsteigenden Samenanlagen sind ziemlich gross und haben einen deutlichen Nuzellus, in dem eine wechselnde Zahl von EMZ angelegt wurde. Die hängenden Samenanlagen wachsen wie bei *Anethum* erst gerade nach unten und füllen bald das Ovarium an (Fig. 16 f). An ihrer Spitze findet man gewöhnlich 6 bis 8 EMZ, von denen einige klein sind und eine oder die andere von der Epidermis verdrängt zu sein pflegt. Verschiedene EMZ teilen sich stets, und die Makrosporen verhalten sich wie bei *Anethum*. Sie wachsen und werden plasmaarm, aber der Kern pflegt oft deutlich zu sein. Nach dem Wachstum ist ihre Form unregelmässig (Fig. 16 g) und einige wachsen ein kurzes Stückchen in die Chalaza hinunter. Die Wände sind sehr deutlich. Der Nuzellus ist immer breit und schwach gebogen, nachdem das Integument über ihn hinübergewachsen ist. Der vierkernige Embryosack, in dem die chalazalen Kerne gleich hoch liegen, durchbricht den Nuzellus an der Seite, ohne vorher dessen oberen Teil in beträchtlicherem Masse zerstört zu haben. Ein ebensogrosser Nuzellusrest wie bei *Anethum* bleibt also zur Seite des Embryosacks erhalten (siehe Fig. 17 d). Der neugebildete Embryosack ist nicht länger als der Nuzellus. Die Antipoden liegen in der Chalaza und haben alle ungefähr gleiche Grösse. Die Polkerne liegen eine Zeitlang in Kontakt an dem oberen Teil des Nuzellus. Der Embryosack wächst stark und ist ausser in seinem chalazalen Teil ziemlich breit (Fig. 16 h). Bei der Befruchtung war der Embryosack lang, ziemlich schmal und schwach kamyplotrop. Die Mantelschicht war gut entwickelt, wenn der Embryosack jung war. Wenn dieser dann wächst, sind ihre Zellen niedriger, aber bei und nach der Befruchtung sind sie plasmareich und gross. Der Funikulus ist kräftig ausgebildet, teils als Obturator, teils wird er dick in der Höhe des Mikropylkanals, der dadurch in späteren Stadien nach aussen geführt wird (vgl. *Angelica*). Einige Samenanlagen hatten abweichende Stellung. Eine war hängend, apotrop, war aber dennoch befruchtet worden und enthielt Endospermkerne; zahlreiche Zellteilungen hatten im Funikulus stattgefunden, der sich aber dann nicht entsprechend verlängerte, sondern auf seiner Vorderseite sehr faltig wurde. Eine andere Samenanlage war in den oberen Teil des Ovariums hinaufgewachsen. Sie hatte einen kurzen Funikulus und einwärts gewendete Mikropyle, war also zwar epitrop,

aber aufsteigend. Sie enthielt einen vollständigen, allerdings schmalen, Embryosack. Der Oberteil des Ovariums hatte sich hier erweitert, sodass Raum für die Samenanlage da war. Die Endosperm- und Embryoentwicklung wurde verfolgt. Der Embryo wurde frühzeitig keulenförmig und war unten seitlich inseriert, während Endosperm darüberlag. Der in Fig. 17 *a* abgebildete Embryo lag deshalb horizontal.

Peucedaneae—Tordyliinae.

Heracleum. Untersucht wurden *Heracleum sibiricum* L., *H. Sphondylium* L. und *H. villosum* Fisch. Die Entwicklung zeigte viel Ähnlichkeit mit der bei *Pastinaca*. In den hängenden Samenanlagen finden sich 7 bis 8 EMZ, von denen sich mindestens 5 oder 6 teilen (Fig. 17 *b*). Der Nuzellus, der bei der Umwendung der Samenanlage gebogen ist, liegt einige Zeit in der Horizontalebene (Fig. 17 *c*) und enthält dann zahlreiche Makrosporen, deren Kerne deutlich sind, die aber nur eine sehr geringe Menge Zytoplasma enthalten. Der Nuzellus wird in gleicher Weise durchbrochen wie bei *Pastinaca*, und der neugebildete Embryosack sieht ebenso aus wie dort (Fig. 17 *d*). Die Antipoden werden gewöhnlich zweikernig. Ein Strang verlängerter Zellen, der zum Embryosack hinführt, findet sich in der Chalaza. Der Mikropylkanal ist ziemlich kurz und gerade, und oberhalb desselben bildet die plasmareiche Funikulusepidermis einen Obturator. In Folge davon, dass der Embryosack wie bei *Anethum* sich im den unteren, im Nuzellus liegenden Teil nicht erweitert, sieht dieser schmal aus und obliteriert später.

H. Sphondylium hatte grössere Samenanlagen mit dickerem Integument. Diese Art wird von HOFMEISTER (1858) und VAN TIEGHEM (1898) erwähnt. Bei *H. villosum* wurden in einer Samenanlage gleichzeitig vier heterotype Metaphasen gesehen, die eine in einer EMZ, die von der Epidermis in den Nuzellus hinabgedrängt worden war. Der Embryosack ist hier grösser, und einige Male wurden persistierende Makrosporen mit geteiltem Kern oberhalb des Eiapparats beobachtet. Die Synergiden waren viel grösser als die Eizelle und dringen ziemlich hoch hinauf in den Mikropylkanal. Die Mantelschichtzellen waren, wenn sich eine grosse Zahl von Endospermkernen gebildet hatte, gross und plasmareich, während das ausserhalb liegende Integumentgewebe teilweise aufgelöst war.

Zozimia. Von einem im Botanischen Garten gezüchteten Exemplar von *Zozimia absinthifolia* DC. wurde Material fixiert. Obwohl die Früchte auch nach dem Blühen noch weiterwachsen, fanden sich keine fertigen Embryosäcke in den Samenanlagen. Der Nuzellus enthielt 6 bis 8 EMZ, und diese waren gross. Er war breit wie bei *Heracleum*, und ebenso wie dort wurde er bei der Umbiegung der Samenanlage vorübergehend deformiert, da sein Oberteil teilweise zwischen dem auf der Unterseite der Samenanlage aufwachsenden Teil des Integuments und der Fruchtwand eingeklemmt war (vgl. Fig. 17 *c*). Die EMZ oder die Makrosporen degenerierten gewöhnlich, ohne dass ein Embryosack gebildet wurde. Das Inte-

gument hatte dennoch ein normales Wachstum. In einigen Samenanlagen, die jungen Früchten angehörten, waren die Mantelschichtzellen sehr gross.

Laserpitieae—Silerinae.

Siler. Bei *Siler trilobum* Scop. waren die abortierenden Samenanlagen recht gross, sie hatten einen deutlichen Nuzellus, und dieser enthielt eine EMZ mit Kern in Synapsis, wenn die hängenden Samenanlagen nur eine junge Archesporzelle hatten. In den letzteren ist der Nuzellus ziemlich breit und hat eine EMZ, deren Kern in Diakinese war, als der Nuzellus horizontal lag (Fig. 17 e). Nachdem das Integument aufgewachsen und die Makrosporen gebildet sind, streckt er sich. Alle Sporen wachsen währenddessen, aber nach einiger Zeit wächst die chalazale zum Embryosack aus, ohne zuerst in die Chalaza hinuntergewachsen zu sein, woselbst also die chromophilen Zellen nicht verdrängt werden. Der Nuzellus wird in seinem oberen Teile vom Embryosack zerstört. Oberhalb des letzteren bleiben keine Epidermiszellen erhalten, wohl aber die Aussenwände um seinen Oberteil, solange er jung ist. In der Chalaza findet man einen grossen Überrest des Nuzellus, der sich aber bald auflöst. In ihm liegen die Antipoden in einem Dreieck angeordnet, der chalazale ist lang. Sie haben einen grossen Kern, der sich teilen kann. Manchmal waren nur zwei Antipoden vorhanden, und einmal hatte sich der eine der beiden stark vergrössert. Die Zellen des Eiapparats sind lang. Der Embryosack ist bei der Anlage klein und schmal und von einer wenig kräftigen Mantelschicht umgeben, er wächst aber später. Die Samenanlage ist gross, ihr Integument dick, der Mikropylkanal gerade. Nur in den Blüten der zuerst herauskommenden Dolden entwickelte sich Pollen, in den anderen degenerierten die Pollenmutterzellen.

Laserpitieae—Elaeoselinae.

Elaeoselinum. Von *Elaeoselinum Asclepium* Bert. stand nur ein geringes Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Der Nuzellus ist ziemlich schmal und hat nur eine EMZ. Zuweilen scheinen sich weniger als vier Makrosporen zu bilden. Der junge Embryosack ist schmal, und oberhalb seines Eiapparats findet man keinen Rest des Nuzellus. Die Samenanlage war ziemlich gross, der Mikropylkanal gebogen. Nach der Befruchtung sammelten sich die Endospermkerne bald in grösserer Menge an beiden Enden des Embryosacks.

Laserpitieae—Thapsiinae.

Laserpitium. Untersucht wurden *Laserpitium gallicum* L. und *L. Siler* L. In der Samenanlage bildete sich immer nur eine EMZ. Neben ihr waren oft ein paar grosse Zellen vorhanden, deren Kerne jedoch niemals in Synapsis übergingen. Ziemlich zahlreiche chromophile Zellen liegen in der Chalaza. Der Nuzellus ist recht

gross und zellreich, sterile Zellen lagen auch an der Seite der oberen Makrosporen (Fig. 17 *f*). Sämtliche Makrosporen wachsen eine Zeitlang. Dies tun auch ihre Kerne; die Zytoplasmamenge ist bedeutend, die Wände bleiben dünn. Zuweilen waren weder EMZ noch Makrosporen im Nuzellus, der also steril war. Er war in solchem Fall immer grösser und zellreicher als in normalen Samenanlagen. Wahrscheinlich bildete die chalazale Makrospore den Embryosack. Nach

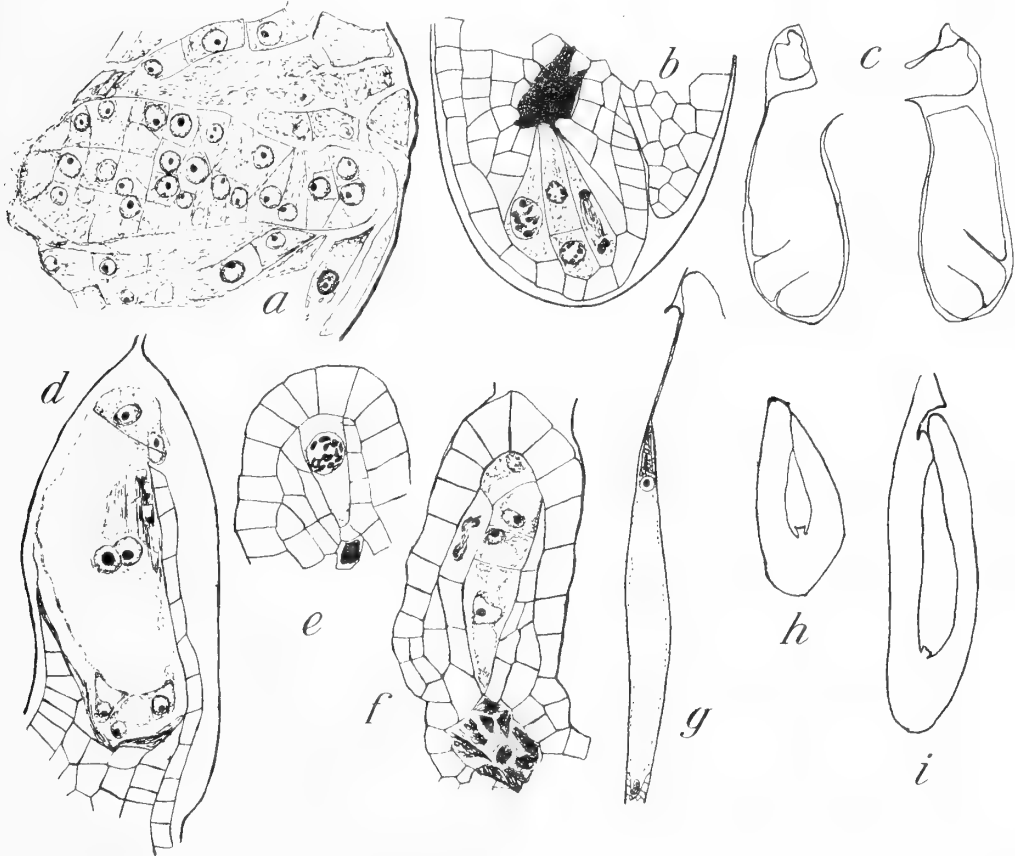


Fig. 17. *a* *Pastinaca sativa*. Embryo. $\times 500$. *b-d* *Heracleum sibiricum*. *b* Nuzellus mit mehreren EMZ, das Integument wächst aus. $\times 500$. *c* Ovarium mit Samenanlagen. $\times 80$. *d* Junger Embryosack. $\times 500$. *e* *Siler trilobum*. Nuzellus mit EMZ mit Kern in Diakinese. $\times 500$. *f* *Laserpitium Siler*. Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. *g* *L. gallicum*. Teil einer Samenanlage mit befruchtungsreifem Embryosack. $\times 80$. *h-i* *Daucus carota*. *h* Samenanlage mit ziemlich jungem Embryosack. $\times 45$. *i* Samenanlage bei der Befruchtung. $\times 45$.

der Zerstörung des Nuzellus bleibt in der Chalaza ein grosser basaler Teil, der wie ein Postament frei in den Embryosack hineinragte, während oberhalb des Eiapparats kein Nuzellusrest vorhanden war. Die Antipoden waren gross und wurden zweikernig; wenn sie älter waren, hatten sie einen grossen Kern mit vielen Nukleolen verschiedener Grösse. Die Synergiden waren lang und hatten kleine Vakuolen. Die Mantelschicht war undeutlich. Der Mikropylkanal war bei *L. Siler* vollkommen gerade, bei *L. gallicum* gebogen. Der äussere Teil des dicken Integuments schoss

in die Höhe, und seine Randzellen waren vergrössert. Bei beiden Arten war der Embryosack bei der Befruchtung sehr lang und schmal (Fig. 17 *g*), und die Mantelschichtzellen waren reich an Plasma. Die Samenanlage war gross. Nachdem sich eine Anzahl Endospermkerne gebildet hatten, lag der basale Nuzellusrest nicht frei, sondern war dicht von dem Integument umschlossen.

Melanoselinum. Einige Präparate von *Melanoselinum decipiens* HOFFM. wurden untersucht. Der chalazale Teil des vierkernigen Embryosacks war verlängert. Die Nuzellusreste sind wie bei *Laserpitium*. Der Embryosack ist sehr lang und schmal. Die Mantelschicht ist von Anfang an gut entwickelt. Die Zellen, die den freien Rand des Integuments bilden, sind gross und enthalten einen gelbbraunen Farbstoff.

Dauceae.

Daucus. Von gezüchteten und verwilderten Individuen von *Daucus carota* L. wurden Blüten gesammelt. Der Nuzellus ist von Mittellänge und hat eine EMZ, zwischen ihrem basalen Teil und der Epidermis befand sich eine Zellschicht. Vier Makrosporen bilden sich, und der Nuzellus ist dann ziemlich schmal. Der neugebildete Embryosack ist kurz und schmal, erweitert sich aber bald bedeutend. Ein grosser chalazaler Teil des Nuzellus persistiert, der nach der Erweiterung des Embryosacks in diesen wie ein Postament hineinragt. Oberhalb des jungen Eiapparats bleiben eine kurze Zeit einige Epidermiszellen erhalten. Die Antipoden sind gross, der chalazale ist verlängert; der Kern der Antipoden teilt sich oft. Sie liegen auf dem Postament und sind noch lange nach der Befruchtung sichtbar. Die Mantelschicht ist schlecht entwickelt. Vor der Befruchtung ist der Embryosack weit, wird aber nach einiger Zeit verhältnismässig schmaler (Fig. 17 *h* und *i*). Der Embryo hat einen langen Suspensor. Einige der roten Blüten, »Möhrenblüten«, die sich mitunter in der Dolde befinden (hierüber siehe KRONFELD 1892), wurden untersucht. Ihre Samenanlagen enthielten einen normalen, fertiggebildeten Embryosack.

Anhang.

Von einer Anzahl Umbelliferen wurde Herbariumsmaterial in Paraffin eingebettet (Methodik nach JUEL 1918, S. 14). Dabei ergaben sich nur fragmentarische Aufschlüsse über die Samenentwicklung, teils weil zwitterige Blüten in den gewünschten Stadien selten waren, teils weil sich nur ein Teil der Blüten als anwendbar erwies. Der Inhalt des Embryosacks konnte im allgemeinen nicht studiert werden.

Bei *Xanthosia Hugelii* STEUD. und *Actinotus Helianthi* LABILL., zu *Hydrocotyleae-Xanthosiinae* gehörig, waren die Samenanlagen sehr klein in Verhältnis zum Ovarium. *Xanthosia* hatte einen kurzen Funikulus, aber der Gefässstrang in der Raphe war ungewöhnlich kräftig entwickelt und erstreckte sich sehr weit. In einem Embryosack wurden bei *Xanthosia* drei recht grosse, einkernige Antipoden beobachtet, die auf dem persistierenden basalen Teil des Nuzellus lagen. Oberhalb des Eiappa-

rates war eine Kalotte aus Nuzelluszellen. Der Nuzellus war ziemlich breit und enthielt vielleicht mehrere Makrosporentetraden. Wie bei *Actinotus* so war auch hier keine chromophile Zellgruppe in der Chalaza, war der Embryosack breit und der Mikropylenkanal gerade und eng. Bei *Actinotus* war der Funikulus länger und mit ziemlich langen, schmalen, papillenähnlichen Härchen bekleidet, er hatte also eine ähnliche Ausbildung wie bei *Hydrocotyle*; diese Härchen waren wenigstens in den untersuchten *Xanthosia*-Blütenknospen jedoch nicht vorhanden. Von *Mulinaceae-Bowlesiinae* wurde *Bowlesia incana* untersucht. Die Samenanlage hatte das gleiche Aussehen wie bei *Drusa*, chromophile Zellen fehlten auch hier in der Chalaza. Sie hatte einen grossen, breiten Nuzellus wie *Drusa* mit mehreren grossen EMZ. In späteren Stadien enthielt der Nuzellus einen Embryosack mit ähnlicher Lage und Form, seine Inhalt konnte jedoch nicht studiert werden. Schliesslich wurde *Lagoecia cuminoides* L., zur Gruppe *Lagoecieae* der *Saniculoideae* gehörend, untersucht. Zum Unterschied von *Astrantia* u. a. fand sich ein grösserer Komplex chromophiler Zellen in der Chalaza. Der Nuzellus war besonders in seinem unteren Teile zellreich, und es bildeten sich Makrosporen. Wahrscheinlich war eine EMZ vorhanden. Die Mantelschicht war gut entwickelt, der Mikropylenkanal und der Funikulus lang. Der Embryosack war ziemlich breit, aber klein. Aufsteigende Samenanlagen, wenn auch nur sehr klein, waren vorhanden.

Allgemeiner Teil.

Zusammenfassung der Samenentwicklung.

Das Vorkommen und die Verteilung der sog. männlichen Blüten bei verschiedenen Umbelliferen und die dadurch bedingten Kreuzungsmöglichkeiten sind in der Literatur ausführlich behandelt worden (DRUDE 1897, Seite 89 bis 92, KNUTH 1898, s. auch PETERSEN 1914). GOEBEL (1913, Seite 167 bis 170) hat ihren Bau bei einigen Arten beschrieben; sie sind nach ihm Reduktionsformen, die bei ungünstigen Ernährungsverhältnissen entstehen, weshalb sie in grösserer Anzahl in den schlechter ernährten Blütendolden (z. B. den Seitendolden) vorkommen. BURCK (1906), der sich auch näher mit ihnen beschäftigt hat, deutet die andro-monözischen Umbelliferen als »races intermédiaires« (»Zwischenrassen«), in denen sich der Artharakter, die zwitterige Blüte, in einem semilatenen Zustand befindet, sodass er nur in den besser genährten Blütendolden zum Ausdruck kommen kann.

Die Vertiefung im Blütenzentrum, die die Ovarialbildung bei den Umbelliferen einleitete, wurde auch in den männlichen Blüten angelegt, aber blieb rudimentär (vgl. *Sanicula*, *Orlaya*). Oft wurde indessen die Vertiefung grösser, und es bildeten sich Übergangsformen zu zwitterigen Blüten, die enge Ovarien hatten, in denen alle Samenanlagen angelegt wurden, obwohl sie klein und undifferenziert blieben und oft eine ähnliche Ausbildung erhielten wie die aufsteigenden Samenanlagen in normalen Ovarien (siehe *Didiscus*, *Anthriscus* u. a.). Die zwitterigen Blüten in den Seitendolden waren oft abweichend. Der Raum in ihren Ovarien war bei vielen kleiner als in normalen Fällen (siehe *Anethum*), ihre Embryosäcke entwickelten sich langsamer (siehe *Aegopodium*), blieben häufig unbefruchtet. Der auswachsende Embryosack verdrängte oft den Nuzellus unvollständiger (*Sium*). Anomalien schienen hier gewöhnlicher als in den Blüten der Hauptdolden zu sein. So fanden sich oft Samenanlagen mit degenerierten EMZ oder Makrosporen, bei denen aber das sterile Gewebe normal entwickelt war, oder ganz ohne EMZ, aber mit ungewöhnlich zellreichem Nuzellus (*Meum* u. a., siehe auch *Chaerophyllum*). Umgekehrt konnten die Samenanlagen klein und unentwickelt sein, obwohl ihr sporogenes Gewebe schon weiter gekommen war (*Portenschlagia* u. a.). Es fanden sich auch anormale Samenanlagen mit reduziertem Integument, aber grossem Nuzellus (*Smyrniium*). Zuweilen waren sehr kleine Samenanlagen in grossen Ovarien vorhanden.

Es dürfte wahrscheinlich sein, dass diese und andere Abweichungen im Gynözeum (und Andrözeum) der den Seitendolden (besonders denen höherer Ordnung) angehörenden Blüten (der Pollen war oft steril, *Siler* u. a.) auf dieselben Faktoren zurückzuführen sind, die die Entstehung der typisch männlichen Blüten bedingen. Ob dabei nur die Menge der Nährstoffe entscheidend ist oder nicht vielmehr die feinere Zusammensetzung des Protoplasmas (z. B. die enzymatische Ausrüstung, s. SPERLICH 1919, S. 465), kann hier nicht diskutiert werden. SPERLICH (l. c.) hat nämlich in seinen interessanten Untersuchungen über *Alectorolophus hirsutus* gezeigt, dass jedem Individuum ein gewisses Mass »phyletischer Potenz« (= »Fähigkeit der Linienerhaltung«) zukommt, deren Grösse auf der Aszendenz des Individuums beruht und die sich in seiner Deszendenz äussert. Für die Blüten an den oberen Nodien und den Seitenachsen der *Alectorolophus* blieb nur ganz wenig phyletische Potenz übrig. Der Unterschied zwischen den Blüten lag nicht in der Menge der Nährstoffe, sondern in oben erwähnten Faktoren. Bei den Umbelliferen äussert sich dieser Mangel an phyletischer Potenz vielleicht schon in der Organisation der Blüten und hat wohl in der Regel eine Schwächung ihrer generativen Sphäre zur Folge.

Bei *Hydrocotyle vulgaris* und *Meum athamanticum* u. a. waren manchmal drei Teilfrüchte ausgebildet (vorher bei verschiedenen anderen Umbelliferen beobachtet worden, PENZIG 1921). Eine eigentümliche Anomalie war das gelegentliche Vorkommen einer besonderen Samenanlage oben in der Blüte zwischen den basalen Teilen der Griffel. Sie war jedoch mit ihrem Funikulus am Karpidrande im oberen Teil des Ovariums inseriert. TÄCKHOLM (1922, Seite 157) bildet einen zu einem oktoploiden *Rosa*-Bastard gehörigen Fruchtknoten mit zwei Samenanlagen ab, deren eine auf dessen Aussenseite sitzt.

Die im Ovarium befindlichen abortierenden Samenanlagen hatten oft bei einer und derselben Art verschiedene Ausbildung (*Sium*, *Silaus*); in abnormen Blüten waren sie oft ungewöhnlich gross. Bei Arten mit einzelligem Archospor in den hängenden Samenanlagen entwickelte sich nur eine EMZ in den abortierenden, in anderen Fällen waren es mehrere; sie entwickelten sich gewöhnlich etwas früher als die in den hängenden Samenanlagen (siehe z. B. *Siler*). Samenanlagen, in denen sich »ein kleiner, anscheinend normaler Embryosack« entwickelte, während die Integumentbildung »eine stark reduzierte« blieb, was nach FAMILLER (1896, S. 160) oft vorkommen soll, wurden nicht beobachtet. Das Integument blieb jedoch reduziert, nur bei *Molopospermum* wuchs es über den Nuzellus. Bei *Didiscus* vertrocknete das sterile Gewebe rasch, während die sporogenen Zellen länger sichtbar waren. Sonst degenerierten diese stattdessen, während viele der sterilen Zellen im Innern der Samenanlage, besonders in ihrem Nuzellus stark chromophil wurden und die Samenanlage noch bei der Befruchtung in der Regel vollkommen deutlich war. Bei vielen begann sogar das Integument kurz vor der Befruchtung aufs neue zu wachsen (siehe *Anthriscus*, *Orlaya* u. a.). Ein Gefässstrang bildete sich in deren Funikulus bei *Molopospermum* aus; bei einigen der übrigen, deren aufsteigende Samenanlagen einen kräftigen Funikulus hatten, enthielt dieser zur Zeit der Befruchtung bisweilen

einen Prokambiumstrang. Indem die Samenanlage den obersten Teil des Ovariums ausfüllte, bildete sie einen Teil des leitenden Gewebes für den Pollenschlauch. Auch hatte FAMILLER (l. c.) angenommen, dass die rudimentären Samenanlagen sich, wenigstens teilweise, zu Drüsenorganen umgebildet haben, die sich bei der Leitung des Pollenschlauches betätigen.

Wenn die junge Samenanlage auswächst, ist bei vielen Gattungen der Platz im Merikarp unbedeutend, und jene wächst deshalb bald abwärts und füllt ihn aus (*Anethum*, *Pastinaca* u. a., auch *Chaerophyllum*). Bei der Umkehrung der Samenanlage biegt sich dann der Nuzellus. Bei anderen, und zwar der Mehrzahl, ist der Raum grösser, die Spitze der auswachsenden Samenanlage zeigt schräg abwärts und auswärts (siehe *Physospermum*), und der Nuzellus biegt sich nicht. Bei den meisten Umbelliferen wurde wie bei den von JURICA untersuchten eine EMZ im Nuzellus ausgebildet. Wie wohl bei den meisten Pflanzen mit einzelligem Archespor (z. B. den Asclepiadaceen FRYE 1902, auch vielen Monokotylen, s. Zusammenfassung bei HÅKANSSON 1921) können da bisweilen zwei EMZ auftreten (*Bupleurum aureum*). Niemals wurde eine Deckzelle von den Archesporzellen abgesondert, was auch in phylogenetisch jüngeren Familien nicht zu geschehen pflegt (z. B. fast alle Symptalen, siehe ASPLUND 1920). Die Deckzelle kann jedoch auch bei niedrig stehenden Familien fehlen, z. B. den meisten Ranunculaceen (COULTER 1898 u. a.), und Calycanthaceen (PETER 1920). Eine Reihe von Umbelliferen hatten mehrzelliges Archespor, da sich mehrere EMZ ausbildeten. Besonders zeichnete sich hierdurch die *Peucedaneae*-Gruppe aus, von der nur zwei Arten ein einzelliges zu haben schienen. In der Untergruppe *Seselinae*, die nach DRUDE (1897) den Übergang zu den *Peucedaneae* bildet, hatten einige Arten konstant mehrzelliges Archespor, andere konstant einzelliges, während manche zu variieren schienen. Unter den übrigen Apioideen hatte nur *Conium* ein mehrzelliges Archespor, das sich ausserdem bei *Didiscus coeruleus*, *Bowlesia* und *Drusa* fand.

Mehrzelliges Archespor, das innerhalb mehrerer niedrig stehenden Familien gewöhnlich ist, findet man auch bei Arten höherer Familien konstant ausgebildet, so bei vielen Kompositen, wo es besonders oft innerhalb der Gruppe *Anthemideae* vorkommt (DAHLGREN 1920, und Literatur daselbst, CARANO 1921, TAHARA 1921), ebenso bei den Rubiaceen (LLOYD 1899 und 1902), Cornaceen (JÖNSSON 1881, HORNE 1909, Verfasser), einigen Onagraceen (TÄCKHOLM 1915). Ganze Familien können durch ein solches ausgezeichnet sein, z. B. *Rosaceae* (PÉCHOUTRE 1902), *Neurada procumbens*, deren systematische Stellung jedoch umstritten ist, noch ausgenommen (MURBECK 1916). Innerhalb einer und derselben Gattung kann wie bei *Didiscus* die Zahl der EMZ variieren, z. B. bei *Cardamine* (VANDENDRIES 1909, 1912, SCHWARZENBACH 1922), wo nach VANDENDRIES eine progressive Sterilisierung von Arten mit zahlreichen EMZ und ebensovielen Tetraden bis zu einer EMZ und einer Tetrade zu finden ist. Ähnliche Verhältnisse herrschen bei *Sisymbrium* (VANDENDRIES 1909), und bei *Chrysanthemum* fand TAHARA (1921) alle Übergänge von *Ch. roseum* mit im Mittel 7,3 EMZ bis zu *Ch. Decaisneanum* mit im Mittel 1,0. Mehrzellig war

das Archespor bei den gezüchteten *Chrysanthemum*-Formen. Bei den Umbelliferen dürfte eine EMZ das ursprüngliche sein: die verwandten, phylogenetisch älteren Araliaceen besitzen nur eine, *Didiscus coeruleus* (zwei EMZ) hat ein kleineres Verbreitungsgebiet als *D. pilosus* (nach DOMIN 1908 a) und dürfte also jünger sein als letzterer. Wenig wahrscheinlich ist, dass das mehrzellige Archespor bei den Umbelliferen eine besondere Funktion hat, was nach LLOYD bei den Rubiaceen der Fall ist, »they offer favorable nutritive conditions for the chosen embryosac« (l. c., S. 63). Gewöhnlich verzögert sich das Keimen der Makrospore bei den Umbelliferen mit vielen EMZ, und die an der Basis und den Seiten des Embryosacks persistierenden Sporen sind arm an Inhalt und können kaum irgendwelche Nahrung liefern. Bei den Rubiaceen persistieren sie im allgemeinen viel länger.

Das Aussehen des Nuzellus war ziemlich verschieden. Bei den meisten Arten lief das Integument ein mehr oder weniger grosses Stück unterhalb des unteren Endes der EMZ bzw. der chalazalen Makrospore mit dem Nuzellus zusammen (ausgenommen z. B. *Scandix*, *Pimpinella*). Dieser hierdurch gebildete basale Teil des Nuzellus war bei vielen breit und zellreich. (Über Grösse, Form usw. des Nuzellus vgl. Samenentwicklung). Sterile Zellreihen waren stets vorhanden, wenigstens zwischen dem basalen schmäleren Teil der EMZ und der Epidermis. Innerhalb der Unterfamilie der Apioideen fand sich überall ausser bei *Molopospermum* eine bei verschiedenen Arten mehr oder minder grosse Gruppe von Zellen, gefüllt mit einer stark chromophilen Substanz, die oft auch interzellulär abgelagert war. Diese chromophilen Zellen wurden bei einigen von der abwärts wachsenden Makrospore teilweise verdrängt (*Anethum*), blieben noch nach der Befruchtung in unverminderter Zahl vorhanden (*Levisticum*), werden dann oder später gewöhnlich in ähnlicher Weise wie bei *Carum* umgewandelt (siehe S. 60).

Ein vollkommen ähnlicher Komplex chromophiler Zellen findet sich in der Chalazaregion der Samenanlagen bei verschiedenen Onagraceen (WERNER 1915, ISHIKAWA 1918) und wird dort als Hypostase bezeichnet (über die Hypostase der Umbelliferen s. unten). ISHIKAWA hat sie näher studiert. Aus ihrem Verhalten zu den zahlreichen mikrochemischen Reagenzien, mit denen er sie geprüft hat, zieht er den Schluss, dass die in ihnen abgelagerte Substanz »must be some ultimate substance which does not share in the nutritive process« (l. c., S. 310). Möglicherweise kann sie jedoch bei der Nahrungszufuhr zum Nuzellus eine Rolle spielen. Dasselbe dürfte innerhalb der Umbelliferen gelten. Interessant ist, dass nach ISHIKAWA bei den Onagraceen »we can assume that the primitive types scarcely possess hypostase«, während sie dagegen vorhanden ist »in certain derived genera« (Ausnahmen gab es aber). Dies stimmt gut zu dem Verhalten innerhalb der Umbelliferen, wo die chromophile Zellgruppe in den Unterfamilien der Hydrocotyloideen und Santiculoideen fehlte oder unvollständig entwickelt war.

Der EMZ-Kern machte, bevor er sich teilte, stets die für die allotype Kernteilung charakteristischen Entwicklungsstadien durch. Bei der Mehrzahl der Peucedaneen und Seselinen erfolgte die Teilung ungefähr gleichzeitig mit der Reduk-

tionsteilung in den Pollenfächern, bei den anderen enthielten letztere dann einkernige Pollenkörner.

Bei fast allen untersuchten Umbelliferen wurden bei der Teilung der EMZ vier abgegrenzte Makrosporen gebildet, deren innerste sich zu einem 8-kernigen Embryosack entwickelt (also Normaltypus). Bei *Bupleurum aureum* fand sich der Scilla-typus, bei *Drusa*, wo der Embryosack mehrkernig war, der Peperomiatypus. In degenerierenden Samenanlagen (bei denen die Entwicklung in einem früheren Stadium aufhörte) war die Wandbildung nach den Kernteilungen oft unvollständig oder unterblieb überhaupt (s. *Eryngium*, *Myrrhis*, *Bupleurum*). Nur selten entwickelten sich zwei normale Embryosäcke in derselben Samenanlage (über *Seseli gracile* siehe S. 68). So etwas kommt gelegentlich bei vielen Pflanzen vor, oft z. B. bei *Oenothera* (ISHIKAWA 1918, RENNER 1921, HABERLANDT 1921 b). Bei der heterogamen *Oe. muricata* ist nach RENNER der Chromosomenkomplex *rigens* gegenüber *curvans* bevorzugt; kommt er nach oben bei der Reduktionsteilung, liefert die oberste Makrospore den Embryosack, kommt er nach unten, die unterste. Da bei den *Oenotheren* die oberste Makrospore den Embryosack zu bilden pflegt und infolge dessen somit eine irgendwie begünstigte Lage hat, persistierte im letzten Falle oft die oberste *Curvans*-makrospore und entwickelte sich oft zu einem Embryosack.

Der Kern teilte sich nur selten in einer der oberen degenerierenden Sporen. Diese Erscheinung ist sonst konstant, z. B. bei *Gloriosa superba* (AFZELIUS 1919), sie ist häufig bei *Valeriana phu* (ASPLUND 1920), gelegentlich vorkommend bei vielen anderen Pflanzen. Die Makrosporen pflegen eine Zeitlang zu persistieren und zu wachsen. Bei *Peucedaneae* ausser *Capnophyllum* und bei *Seseliniae* ausser *Meum* und *Oenanthe* persistieren sie recht lange, wachsen und werden arm an Inhalt, haben aber oft sehr deutliche Wände (siehe *Anethum*, *Pastinaca*). Makrosporen können noch persistieren, wenn der Embryosack fertig gebildet ist (siehe bes. *Carum* u. a.). Bei vielen *Seselinen* und *Peucedaneen* wächst die den Embryosack bildende Makrospore stets zuerst ein wenig in die Chalaza hinunter, was vielleicht daher kommt, dass der Druck der erwähnten vergrösserten Makrosporen gross ist und das Aufwachsen des einkernigen Embryosacks hindert. Bei allen ausser *Drusa* befreit sich der Embryosack im Vierkernestadium vom Nuzellus, und zwar auf verschiedene Weise und nach mehr oder weniger starker Zerstörung desselben. Der Nuzellusscheitel kann vom Embryosack zur Seite gedrängt werden so wie bei vielen Labiaten (SCHNARF 1917) oder er kann oberhalb des Embryosacks persistieren so wie bei *Silphium* (MERREL 1900), *Verbena*-Arten (KANDA 1920). Bei den Rubiaceen wurde die Nuzellusepidermis wie bei vielen Umbelliferen auf der Seite von dem auswachsenden Embryosack durchbrochen, und Archesporzellen persistierten an der Basis des Embryosacks (LLOYD l. c.).

Der Embryosack ist stets lange vor der Befruchtung und auch vor der Anthese fertiggebildet. Neugebildet ist er oft noch klein, kaum grösser als der Nuzellus (*Heracleum*), und seine Grösse und Form variieren (s. Samenenentwicklung). Er wächst immer in die Länge, gewöhnlich auch lange Zeit in die Breite. Dabei erleidet er

verschiedene Formänderungen, was einen Vergleich zwischen den Embryosäcken der verschiedenen Gattungen erschwert. Bei der Befruchtung ist er in der Regel lang, ziemlich schmal und schwach kampylotrop.

Einige der in der Chalaza verbleibenden Nuzelluszellen erhalten wie die angrenzenden Zellen verdickte Wände, und bei einer kleineren Zahl von Zellen an der Grenze zwischen dem Nuzellus und dem Integumentgewebe waren die Wände oft verholzt. Nach VAN TIEGHEM (1898) wird bei den von ihm untersuchten Umbelliferen der Nuzellus früh resorbiert »à l'exception de sa base, qui forme une colonette lignifiée«. Die Zahl der Zellwände, die verholzten, ist jedoch, wie gesagt, nur gering. Als Hypostase (vgl. VAN TIEGHEM 1901 a) sind nicht nur die Zellen mit verholzten Wänden zu bezeichnen, sondern der ganze erwähnte kleine Zellkomplex in der Chalaza, der später aus kleinen Zellen mit chromophilen Kerne und verdickten Wänden besteht (s. Tafelfig. e). Er bleibt oft sehr lange sichtbar, bei *Carum* z. B. in Samen, die so alt waren, dass die Keimblätter des Embryos gerade angelegt wurden und das Integument — mit Ausnahme jenes Zellkomplexes und der Epidermis — resorbiert war. Wie vorher auch bei anderen Pflanzen konstatiert worden ist, hat also die Hypostase gegenüber der auflösenden Tätigkeit des Endosperms grössere Widerstandskraft als die übrigen Teile des Integumentes. Ihre Funktion dürfte damit in Zusammenhang stehen. Nach VAN TIEGHEM (1903) dient sie dazu zu verhindern, dass der Embryosack in die Chalaza hinunterwächst. Dies geschieht auch bei den Umbelliferen, aber speziell bei *Carum* wuchs doch da der Embryosack stattdessen auf der Dorsalseite unterhalb der Hypostase. Vielleicht dient diese als ein Organ für die Nahrungszufuhr, indem die Nahrung unbehindert, ohne von zusammengesunkenen und degenerierten Zellen gestört zu werden, von dem chalazalen Ende des Gefässtranges in den Embryosack (das Endosperm) einströmen kann. Eine ähnliche Auffassung hat MAGNUS (1913) über die Funktion der Hypostase bei der Podostemaceen. Bezüglich des Leitungsgewebes zwischen dem freien Ende des Gefässtrangs der Raphe und dem Chalazaende des Embryosacks siehe *Hydrocotyle*, *Capnophyllum*, *Anethum*.

Die Antipoden sind bei vielen Umbelliferen gut entwickelt. Ihre ursprüngliche Anordnung und Form beruhte auf der Form des chalazalen Teiles des jungen Embryosacks, wie es z. B. bei *Eleagnus* der Fall ist (SERVETTAZ 1909, S. 358), wo die Anordnung der Antipoden bei einer und derselben Art variieren kann. Wenn sie im Dreieck angeordnet waren, war der chalazale Antipode am besten entwickelt und konnte bedeutende Länge erreichen, z. B. bei *Coriandrum*, wo der Antipodialapparat hierdurch Ähnlichkeit mit dem vieler Rubiaceen besitzt (LLOYD l. c.). Bei *Astrantia*, *Eryngium*, *Oenanthe* teilten sich die Antipoden mehrmals. Viele Antipoden fanden sich auch regelmässig bei *Drusa*, hier jedoch primär. Nur gelegentlich teilte sich ein Antipode bei den übrigen Umbelliferen, aber bei vielen von ihnen teilte sich der Kern der Antipoden einmal oder mehrmals. Zweikernige Antipoden waren also häufig (ebenso wie bei den Valerianaceen, ASPLUND 1920). Eine Vermehrung der Zahl der Antipoden, Teilungen ihrer Kerne und überhaupt eine kräftige Ent-

wicklung des Antipodialapparates ist übrigens bei zahlreichen Pflanzen konstatiert worden (näheres s. ASPLUND 1920), und bei *Compositae* herrschen die variierendsten Verhältnisse in dieser Beziehung (sehr ausführliches Verzeichnis bei SMALL 1919). Auch verschiedene andere Veränderungen pflegten die Antipoden zu erleiden, gewöhnlich lange bevor der Embryosack befruchtet worden war: die Kerne wurden grösser und füllten sich ganz mit Chromatin, waren mehrere Kerne in derselben Zelle vorhanden, so verschmolzen sie in der Regel miteinander. Kernverschmelzungen in Antipoden sind bei gewissen Ranunculaceen beschrieben worden (HUSS 1906, s. auch TISCHLER 1921) und kommen sicher noch bei vielen anderen Pflanzen vor. CARANO (1921, S. 104) deutet ihr Auftreten bei *Senecio vulgaris* an. Ein nennenswertes Wachstum der Antipodenzellen kam jedoch nicht vor. Bei vielen (*Hydrocotyle*, zahlreichen Peucedaneen und Seselinen) waren sie ephemere, gewöhnlich persistieren sie jedoch länger und sind noch lange nach der Befruchtung sichtbar. JURICA (1922, S. 297) sagt über die Antipoden der Umbelliferen, sie seien »somewhat ephemeral breaking down shortly before or after the fusion of polar nuclei«. Eine so kurze Lebensdauer dürften sie jedoch nur ausnahmsweise haben. Was schliesslich die Funktion der Antipoden betrifft, so kommt ihnen z. B. bei *Astrantia*, *Carum*, *Pimpinella* wahrscheinlich eine vermittelnde Rolle bei der Nahrungszufuhr zum Embryosack zu. Dagegen wirken sie da sicher nicht auflösend auf die übrigbleibenden Teile des Nuzellus (nach LÖTSCHER, 1905, ihre Funktion bei vielen Pflanzen; s. auch GOEBEL 1901 S. 805, STOLT 1921); deutlich ist dies bei *Orlaya*, *Carum* und anderen Pflanzen mit persistierenden Antipoden zu sehen, besonders wo sie auf einem Postament liegen. Später wird wohl in vielen Fällen ihre nahrungsvermittelnde Funktion von den chalazalen Teilen des Endosperms übernommen (*Pimpinella*). Schon früh pflegen sich nämlich grössere Mengen Endosperm dort anzusammeln, was z. B. bei *Anethum* der Fall ist, d. h. dort, wo die Antipoden bald verschwinden. (Über die Funktion der Antipoden bei den Angiospermen im allgemeinen, vgl. unter den neuesten Arbeiten STOLT 1921 und TISCHLER 1921.)

Die Polkerne verschmelzen innerhalb der verschiedenen Gattungen verschieden schnell. In dem befruchtungsreifen Embryosack liegt der Zentralkern dicht am Eiapparat (einzige Ausnahme *Levisticum*; vgl. auch *Drusa*). Die Synergiden sind im allgemeinen langgestreckt, sie haben einen grossen zytoplasmahaltigen Teil und eine meistens ziemlich kleine Vakuole. In ihrem Zytoplasma fand sich vor der Befruchtung immer eine fadenförmige Struktur. Der Fadenapparat aus Zellulose fehlte jedoch. Die Eizelle ist anfangs bedeutend kleiner als die Synergiden und etwas weiter unten inseriert. Bei vielen Arten treten in ihr chromophile Körner auf (s. *Astrantia*, *Levisticum*), oft erst unmittelbar vor der Befruchtung, in grösserer Menge nach derselben.

Die Zellschicht des Integuments, die am nächsten den Embryosack umkleidet, war mehr oder weniger deutlich als eine Mantelschicht ausgebildet, die sich nicht um den Mikropylkanal hinauf erstreckte. Wenn der Embryosack jung war, waren ihre Zellen bei vielen Gattungen radial verlängert. Eine Kutikula bekleidete die

an den Embryosack grenzende Fläche der Mantelschicht. Später war letztere in den meisten Fällen weniger deutlich, ihre Zellen waren kubisch oder tangential gestreckt, was daher kam, dass das Wachsen des Embryosacks schneller erfolgte als die Teilung der Mantelschichtzellen. Während dieser ganzen Zeit hat die Mantelschicht sicher keine Funktion. Ihr Ausbildungsgrad beruht auf der Teilungsgeschwindigkeit ihrer Zellen im Vergleich zu dem Wachstum des Embryosacks. Ebenso wie bei den Scrophulariaceen (SCHMID 1906) und Labiäten (SCHNARF 1917) hat sie also den Charakter eines meristematischen Gewebes um den Embryosack, das sich durch zahlreiche radiale Zellteilungen auszeichnet. Auch wenn das Integument nicht über den Nuzellus wächst, tritt die Mantelschicht hervor dank der Tatsache, dass weitere Teilungen stattfinden (*Ammi*).

Bei und direkt nach der Befruchtung wird bei den Umbelliferen die Mantelschicht wieder deutlich. Ihre Zellen sind dann im allgemeinen kubisch und sehr plasmareich, und deren Kerne sind oft etwas grösser und chromatinreicher als die der ausserhalb liegenden Zellen (vgl. TISCHLER 1921). Sie bleiben nur kurze Zeit erhalten, aber die angrenzenden Integumentzellen waren bei vielen Gattungen in Auflösung, bevor die Mantelschicht verdrängt wurde. Letztere degenerierte verschieden. Oft wurden ihre Zellen vom Embryosack verdrängt, ohne dass sie irgendwelche Veränderungen durchmachten. In vielen Fällen wurde erst teilweise ihr Zytoplasma ausgeleert, und es entstanden grosse Vakuolen in den Zellen, die bei vielen Arten ganz frei von Zytoplasma wurden und Einbuchtungen in den Embryosack bildeten oder in ihn hineinwuchsen und sich teilten, bevor sie zerstört wurden. Wahrscheinlich hat die Mantelschicht in der späteren Periode ihrer Entwicklung eine gelegentliche Funktion, die vielleicht darin besteht, dass sie die Auflösung des Integuments einleitet.

Die Grösse und Form der Samenanlagen zur Zeit der Befruchtung war ziemlich verschieden bei den verschiedenen Gattungen. Bei vielen füllten sie den grössten Teil des Merikarps aus, bei anderen war dies keineswegs der Fall. Grösse und Form der Samenanlage standen oft in einem gewissen Verhältnis zu der des Merikarps. Viele Arten mit grossen, geräumigen Ovarien hatten grosse Samenanlagen mit dickem Integument. Die Länge des Mikropylkanals variierte; oft war er in seinem oberen Teil nach der Epidermis des Funikulus zu gebogen. In anderen Fällen war er gerade. Oft war das Integument an der Mikropyle auf der Rapheseite nicht ausgebildet, und der Mikropylkanal wurde dann dort nur vom Funikulus begrenzt. In der Regel war das Integument auf der Dorsalseite der Samenanlage höher. Auf dem Funikulus bildeten sich vor der Befruchtung bei vielen Arten mehrere kleine obturatorartige Fältchen. Bei vielen bildete sich ein grösserer Obturator oft von lakunärem Bau (siehe *Hydrocotyle*, *Scandix*, *Physospermum*, *Angelica*). Seine Grösse konnte bei einer und derselben Art variieren. Auch wenn der Mikropylkanal gerade war, konnte so der Pollenschlauch direkt in ihn hineinwachsen, indem er die ganze Zeit dem leitenden Gewebe folgte, ohne dass er über den Integumentrand hinauszuwachsen brauchte. Die Länge des Funikulus variierte bedeutend. Seine

Epidermiszellen waren als Leitungsepithel für den Pollenschlauch ausgebildet. Der Form nach waren sie palissadenartig, kubisch oder tangential abgeplattet; bei den meisten, aber nicht bei allen Arten waren sie plasmareich.

Obwohl der Embryosack lange vor der Befruchtung gebildet wird, macht er also eine Reihe von Veränderungen durch (betreffend Antipoden, Zentralkern, Synergiden, Mantelschicht, Grösse usw.), bevor die Befruchtung eintritt. Die Veränderungen berührten auch die Samenanlage: der Mikropylkanal wurde nach dem Funikulus zu gebogen, ein Obturator wuchs aus, die Aussenwand der Funikulusepidermiszellen wurde verdickt; auch die abortierenden Samenanlagen machten, wie oben beschrieben wurde, Veränderungen durch. Zweifellos sind also Samenanlage und Embryosack erst lange nach der Bildung des letzteren und erst nach Eintritt jener Veränderungen befruchtungsreif.

Bei einigen Umbelliferen hat man konstatiert, dass sie selbstfertil waren (z. B. *Anthriscus silvestris* PETERSEN 1914, *Pimpinella saxifraga* PETERSEN 1921); bei manchen (z. B. *Seseli gracile*), von denen im Botanischen Garten nur ein Exemplar gezüchtet wurde, trat Befruchtung ein, und die Selbstfertilität dürfte in dieser Familie häufig sein. Das Empfangsgewebe auf den Narben bestand bei einigen aus teilweise papillenförmigen Zellen, sonst kam typisches »Prismenepithel« vor (nicht bei *Sanicula*, BEHRENS 1875, S. 31). Der Weg des Pollenschlauches ist beschrieben worden (s. *Orlaya* u. a.). Die Tela conductrix in den Griffeln hat bereits TANFANI (1891, S. 456) beschrieben als »un tessuto conduttore lasso, costituito da cellule allongate, dalla membrana sottile«. Nur bei zwei Arten wurde die Doppelbefruchtung beobachtet, sie kommt aber sicher in der Familie allgemein vor, da Spuren eines Pollenschlauches und eine von ihm umgewandelte Synergide vorhanden waren, wenn die Endosperm bildung begonnen hatte. Die Spermakerne waren verschieden bei *Carum* und *Levisticum*. Dass sie innerhalb einer und derselben Familie sehr verschiedenes Aussehen haben können, ist indessen bei anderen Familien konstatiert worden, z. B. bei *Compositae* (s. hierüber DAHLGREN 1920).

Gleich nach der Befruchtung beginnen die Teilungen des Zentralkerns. Bei allen Arten erfolgte die Endosperm bildung nach dem sog. nuklearen Typus, d. h. anfangs durch freie Kernteilungen. Der Embryosack wuchs stark, seine Zytoplasmamenge nahm zu, während sich die Zahl der freien Kerne rasch vermehrte (siehe *Carum*). In der Regel sammelte sich allmählich eine grössere Menge Zytoplasma mit freien Kernen im obersten Teile des Embryosacks rings um die Eizelle und unter ihr. Bei vielen bildete sich eine solche Endospermansammlung auch im unteren Teile des Embryosacks (*Foeniculum*, *Silaus*, *Elaeoselium*), bei anderen wieder war dies nicht der Fall (*Scandix* u. a.). Der lange, schmale, weit in die Chalaza hinuntergehende Teil des Embryosacks bei *Anethum*, *Heracleum* und anderen nahe verwandten Gattungen, der dadurch gebildet wurde, dass sich der Embryosack dort nicht erweiterte, obliterierte, ohne von Endosperm gefüllt zu werden (wie bei *Archangelica*, HEGELMAIER 1885). Bei *Carum*, *Pimpinella* u. a. füllte sich dagegen frühzeitig die oberhalb der Antipoden befindliche Ausbuchtung des Embryosacks.

Zellbildung erfolgt im Endosperm, während erst ein Lager Kerne in dem wandständigen Zytoplasma liegt. Dann aber unterlagen die Zellen bald tangentialen Teilungen. Die Entwicklung erfolgte stets rascher auf der Rapheseite der Samenanlage, was bei Endospermbildung von diesem Typus das gewöhnliche sein dürfte (z. B. bei Primulaceen DAHLGREN 1916, Loganiaceen DAHLGREN 1922). Bei *Archangelica* erfolgte nach HEGELMAIER die Füllung des Embryosacks mit Endospermgewebe in der Weise, dass nach Bildung dreier Zellschichten auf der Plazentaseite (Rapheseite) und zweier auf der Parietalseite (Dorsalseite) die innersten, den zentralen Hohlraum des Embryosacks umgebenden Zellen sich stark verlängern, sodass sie in der Mitte zusammenstossen und darauf Teilungen durchmachen. In den Fällen, in denen die entsprechenden Entwicklungsstufen beobachtet wurden, füllte sich bei den übrigen Umbelliferen der Embryosack in ähnlicher Weise. In der Regel erfolgten jedoch zahlreiche Teilungen der Endospermzellen (auch der langen, plasmaarmen), bevor die zentrale Vakuole verschwunden war (s. *Carum*, Tafelfig. *d*), und es fanden sich daher, ehe dies geschah, zahlreiche Endospermzellschichten, darunter recht viele plasmaarme (s. *Hydrocotyle*). Die Zahl der bei Beginn der Zellverlängerung in dem Endosperm vorhandenen Zellschichten war verschieden. Bei *Pimpinella* fand sich da nur eine auf der Dorsalseite des Endosperms (Tafelfig. *e*). In ähnlicher Weise wird bei verschiedenen anderen Angiospermen der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt; in neuerer Zeit hat dies JUEL bei *Saxifraga granulata* beschrieben (1907); er vergleicht die verlängerten plasmaarmen Zellen mit den sog. Alveolen, die bei der Endospermbildung der Gymnospermen entstehen (siehe HERZFELD 1922, Fig. 11, 14—16, 22 betreffs *Ephedra*).

Die anfangs grossen, plasmaarmen Endospermzellen teilen sich rasch, und zwar so, dass die gebildeten Endospermzellen in radialen Reihen geordnet sind, die lange deutlich bleiben. So lange bis die erste Zellbildung im Endosperm auf der Rapheseite eingetreten war, geschah die Teilung der Endospermkerne synchron (s. *Orlaya*, *Seseli*), nachher aber unregelmässiger (vgl. jedoch Tafelfig. *d*). Die Zellen im obersten Teil des Embryosacks sind immer plasmareich, ebenso auch in vielen Fällen die an der Chalaza liegenden (s. *Pimpinella* Tafelfig. *e*). Wahrscheinlich haben sie eine spezielle, eher haustorielle oder nutritive Funktion (siehe oben). Die äusserste Zellschicht des Endosperms besteht — besonders auf der Rapheseite der Samenanlage — aus kleinen, sehr plasmareichen Zellen, die oft radial verlängert sind und sich später mit Reservestoffen füllen als die zentralen Teile des Endosperms. Sicher spielt diese Zellschicht eine Rolle bei der Nahrungszufuhr zum Endosperm. Letztere war vorher wahrscheinlich ausschliesslich (wegen der Kutikula der Mantelschicht) durch die Chalaza über Hypostase und Antipoden erfolgt (oder später über den chalazalen Teil des Endosperms); wenn aber das Endosperm älter ist und die Teile der Chalazaregion zusammen mit dem Hauptteil des Integuments verdrängt worden sind, dürfte die Nahrungszufuhr längs der ganzen Rapheseite der Samenanlage erfolgen. Bei den Araliaceen hat nach DUCAMP (1902) die äusserste Zellager des Endosperms ein ähnliches Aussehen. Nach DUCAMP wird von ihr

der äussere Teil des Integuments aufgelöst («géléfié»). Bei den Umbelliferen erfolgte jedoch diese Auflösung viel früher und schneller längs den Teilen des Embryosacks (der Dorsalseite), an denen die Zellschicht wenig entwickelt war. Grosse Teile des Integuments sind noch vorhanden, wenn der Embryosack ganz mit Endospermgewebe gefüllt ist, aber dieses erweitert sich allmählich und verdrängt das Integument.

Die Eizelle unterliegt immer erst dann der Teilung, wenn die Endosperm Bildung eine Zeitlang in Gang war. In einigen Fällen wurde sie ungeteilt beobachtet, obwohl Endospermgewebe gebildet und in dem andern zur selben Frucht gehörigen Merikarp mit ebensolchem Endosperm ein mehr oder weniger weit entwickelter Embryo vorhanden war. Die Eizelle wurde in solchem Fall gross und plasmaarm; der Grund für das Ausbleiben der Teilung ist unbekannt. Bei *Carum* begann die Embryobildung jedoch recht kurze Zeit (einige wenige Tage) nach der Befruchtung, während sich noch freie Endospermkerne vorfanden. Bei *Hydrocotyle*, *Myrrhis* u. a. war dagegen Endospermgewebe gebildet, und die Embryobildung fing viel später an (s. auch *Anthriscus*). Die Embryoentwicklung stimmte mit der von HEGELMAIER (1878) beschriebenen überein (s. Fig. 11, 12 und 14). Stets bildete sich durch Querwände zuerst eine einfache Zellreihe von wechselnder Länge (Proembryo). Die längste wurde bei *Smyrnium*, *Foeniculum* gesehen (ungefähr 10 Zellen). Der eigentliche Embryo wurde am freien Ende des Proembryos angelegt, indem die Zellen dort grösser wurden, grössere Kerne bekamen und durch vertikale oder schräge Wände geteilt wurden. Häufig wurde er frühzeitig angelegt (*Seseli montana*, *Pastinaca*), bevor der Proembryo grössere Länge erreicht hatte. Und wie bei *Petroselinum* schien die Zahl der Zellen, aus denen der Proembryo gebildet war, zu variieren. In der Regel bei *Carum*, oft aber auch bei anderen (selten bei *Anethum*), wurden verschiedene der mittelsten und basalen Zellen des Proembryos durch vertikale oder schräge Wände geteilt, bevor der eigentliche Embryo angelegt wurde.

Die nächstfolgende Entwicklung wurde dadurch gekennzeichnet, dass vertikale, schräge und transversale Wände auf der ganzen Länge des Embryos angelegt wurden, ohne dass dabei irgendwelcher Plan erkennbar war. Hierdurch wurde der Embryo mehr oder weniger verlängert, bog oder krümmte sich gewöhnlich, die Plasmamenge in seinen Zellen nahm zu, und es war oft schwer, den Embryo von dem ihn umgebenden Endospermgewebe abzugrenzen. Allmählich vermehrte sich die Zahl der Zellen im eigentlichen Embryo, der dadurch besser von dem oberen Embryoteil abgegrenzt wurde, welcher als Suspensor ausgebildet wird. Im eigentlichen Embryo werden die Zellteilungen regelmässiger, die Epidermiszellen scheiden sich nach und nach ab, und er bekommt bald das Aussehen einer regelrechten Embryokugel. Diese wächst, und während sie anfangs mehr abgerundet war, wird ihre Oberfläche unten abgeplattet, und auf beiden Flanken wachsen die Keimblätter heraus. Erst als diese eine bedeutende Grösse erreicht hatten, wurde zwischen ihnen eine Geweberhöhung angelegt, die Plumula (siehe Tafel Fig. a). HEGELMAIER hat diese Plumulaerhöhung bei *Petroselinum* beobachtet, während MEZ (1887, S. 31) dagegen von den Embryonen der Umbelliferen sagt: »eine Plumula fehlt beim

ungekeimten Samen immer». Die Teilungen im Suspensor waren abgeschlossen, wenn die Embryokugel deutlich war. Die Länge des Suspenders variierte, und er war oft gekrümmt. Meist war er mehrere Zellen dick (s. jedoch *Hydrocotyle*, *Didiscus*). Die von JURICA abgebildeten *Eryngium*-Embryonen haben nur eine Zellreihe, sie waren nach ihm oft unregelmässig »like a pteridophyte embryo«. Später wird der Suspensor vom Endosperm verdrängt.

HEGELMAIER (1878, S. 133) hat für die Unregelmässigkeiten der Embryobildung bei *Petroselinum* eine Erklärung gegeben. Nachdem 4 bis 5 Zellen gebildet sind, ist der Embryo von derbwandigen Endospermzellen umgeben und seine weitere Entwicklung erfolgt »gleichsam im Kampf mit diesem ziemlich festen Gewebe«. Hierdurch werden teils die Unregelmässigkeiten in der Form des Proembryos, teils die sehr grosse Regellosigkeit in der Richtung der angelegten Zellwände bedingt. Später hat dann der Embryo einen festeren Bau erhalten, und ausserdem ist das ihm umgebende Endospermgewebe gelockert, weshalb die späteren Teilungen und die Differenzierung im Embryo in regelmässiger Weise erfolgen. Bei verschiedenen (nicht allen) Ranunculaceen sind die Zellteilungen in der früheren Entwicklungsperiode des Embryos ebenfalls sehr unregelmässig (s. bes. *Clematis*, SOUÈGES 1910), und hinsichtlich *Helleborus foetidus* nahm HEGELMAIER (l. c., S. 34 ff.) eine ähnliche Erklärung für dieses Verhalten an, die SOUÈGES (1914, S. 60) jedoch zurückweist. Nach ihm beruhen die Unregelmässigkeiten auf inneren, erblichen Faktoren. Auch einige Solanaceen verhalten sich ähnlich (s. SOUÈGES 1922), nämlich *Datura*, *Solanum Dulcamara* und *sisymbriifolium*, aber auch dort bestimmen nach SOUÈGES innere Faktoren die Reihenfolge der Zellteilungen.

Eine bei mehreren Arten angetroffene Erscheinung ist die, dass der Embryosack zwar befruchtet wird, aber weder Eizelle noch Zentralkern sich teilen. Sowohl Samenanlage wie Embryosack wuchsen jedoch vollkommen normal und hatten dieselbe Grösse wie im Tochtermerikarp, in welchem die Endospermbildung weit fortgeschritten war. Die Zellen der Mantelschicht verhalten sich wie in der Samenanlage dort und waren grösstenteils vom Embryosack verdrängt. Bleibt der Embryosack dagegen unbefruchtet, scheint er im allgemeinen nur unbedeutend zu wachsen und schrumpft bald zusammen (s. jedoch *Anthriscus*, wo er eine Zeitlang rascher als normal zu wachsen scheint). Die Mantelschichtzellen wurden dann sehr gross, wuchsen in den Hohlraum des Embryosacks hinein, teilten sich tangential und erfüllten diesen schliesslich mit einem grosszelligen Gewebe (bei *Seseli gracile* u. a.). Ein genau ebensolches Verhalten zeigt nach LONGO (1909) die Mantelschicht in parthenokarpen Früchten von *Diospyros virginiana*, wo der Embryosack degeneriert, aber die Mantelschicht nach erfolgten Teilungen schliesslich seinen Raum mit Gewebe erfüllt, das bei flüchtiger Betrachtung Endospermgewebe gleicht. HABERLANDT (1922) hat angenommen, dass hier wie bei *Scopolia carniolica* von dem absterbenden Embryosack »Nekrohormonen« abgesondert werden, die das Wachstum und die Teilungen in den Integumentzellen auslösen. Wenn der Embryosack unbefruchtet bleibt, degeneriert bald auch die Samenanlage. Dies ist besonders häufig

in Blüten von Seitendolden der Fall, kommt aber auch in denen der Hauptdolde verschiedentlich vor. Der Merikarp wuchs, bildete sich jedoch nicht normal aus, und Parthenokarpie dürfte kaum vorkommen. Früchte mit degenerierten Samenanlagen hatten oft dieselbe Länge wie die normalen, waren aber viel schmaler (*Ammi*), und die Auswüchse auf ihnen gelangten nicht zu voller Ausbildung.

Bei einigen Arten kam es vor, dass Endosperm- und Embryobildung eine Zeitlang normal fortschritten, dass aber dann eine Degeneration eintrat, besonders beim Endosperm (s. *Ammi*, *Foeniculum* und *Seseli*). Es handelte sich hier offenbar um ähnliche Erscheinungen wie die, die TISCHLER (1912, S. 26 bis 30) beschrieben hat und die in Samenanlagen vorkommen, welche parthenokarpen Früchten von *Ficus carica* angehören. Nachdem sich dort das Endosperm mit Reservestoffen gefüllt hatte, trat eine Degeneration, eine Auflösung des Inhalts der Zellen ein, und es erfolgte eine »Selbstverdauung« des Endosperms wohl durch Absonderung ähnlicher Enzyme, wie sie sonst der Embryo abscheidet. Bei *Seseli gracile* wurde der Beginn dieses Vorgangs beobachtet, und denken wir ihn uns fortgesetzt, so erhalten wir eine Erklärung für die bei *Ammi* und *Foeniculum* herrschenden Verhältnisse. Der Embryo (bei *Ficus carica* war ein solcher natürlich nicht vorhanden) zeigte grössere Widerstandskraft (s. näh. Samenentwicklung). Ausserdem traten bei *Ammi* Adventivembryonen im oberen Teil der Samenanlage auf. HABERLANDT hat versucht zu zeigen, dass die auslösende Ursache der Bildung von Adventivembryonen, parthenogenetischer Entwicklung der Eizelle, Aposporie, in »Wundhormonen«, sog. »Nekrohormonen«, zu suchen ist, die sich aus absterbenden Zellen im oder um den Embryosack bilden (1921, a, b und c, 1922), und er hat sogar experimentell Nuzellusembryonen bei *Oenothera Lamarckiana* hervorgebracht (1921, b). Es ist anzunehmen, dass sich bei der Degeneration des Endosperms bei *Ammi* derartige »Nekrohormonen« bilden, die die auslösende Ursache zur Entstehung der beschriebenen Adventivembryonen sind.

Die Veränderungen im Integument und Ovarium nach der Befruchtung sind hier wenig untersucht worden. Sie sind früher bei verschiedenen Umbelliferen beschrieben worden. Die Samenanlage wächst stark nach der Befruchtung. Das Integumentgewebe nimmt dann bei vielen Arten stark zu, oft relativ mehr als der Embryosack (*Anthriscus*, *Angelica* u. a.); und wenn der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt ist, sind in der Regel grosse Teile des Integuments noch nicht aufgelöst. Auf der Rapheseite der Samenanlage erfolgt die Auflösung stets langsamer, und hier sind bei vielen Arten noch in reifen Früchten grössere Mengen Parenchymgewebe vorhanden (coelo- und kamyposperme Umbelliferen). Bei sämtlichen fanden sich Massen von Stärke im Integument; ihre Anlagerung begann zur Zeit der Befruchtung vor allem auf der Rapheseite längs der Dorsalseite des Gefässstrangs, an dessen Oberteil und im Funikulus anfangend und dann nach unten fortschreitend. Die peripherischen plasmareichen Endospermzellen spielen vielleicht eine Rolle bei der Auflösung dieser Stärkemassen.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Umbelliferengattungen.

Bei den *Umbelliferae* erfolgte, wie aus dem vorher Gesagten ersichtlich ist, die Samenentwicklung in ziemlich gleichmässiger Art, was zu erwarten war, da die Familie ja recht einheitlich ist. Einige Unterschiede sind allerdings gezeigt worden, z. B. in bezug auf die EMZ-Anzahl, den Nuzellus, die Lebensdauer und das Aussehen der Makrosporen, den Grad und die Art der Zerstörung des Nuzellus, das Aussehen des vierkernigen Embryosacks, das Aussehen und die Grösse des fertigen Embryosacks, die Mantelschicht, die Dicke des Integuments, die Form der Samenanlage, die chromophilen Zellen, den Obturator, die Embryo- und Endosperm bildung usw. In verschiedenen Fällen gab es Variationen innerhalb einer und derselben Art, z. B. hinsichtlich der Nuzelluszerstörung (*Coriandrum*, *Sium*), der EMZ-Anzahl (*Portenschlagia*), der Embryobildung (*Carum*, *Anethum*); besonders die später hervorkommenden Blüten verhielten sich oft abweichend, und wenn ein grösseres Material von mehreren verschiedenartigen Orten untersucht worden wäre, wären diese Variationen wohl wahrscheinlich noch deutlicher hervorgetreten. Die Arten ein und derselben Gattung, die untersucht worden sind, zeigten oft untereinander Verschiedenheiten (s. *Didiscus*, *Angelica*), zeichneten sich oft aber auch durch die gleiche Eigenheit aus (z. B. die Form des Embryosacks bei *Pimpinella*).

Eine Frage, die sich einem sofort aufdrängt, ist die, wie weit die Differenzen in der Samenentwicklung zwischen den verschiedenen Gattungen ein Hilfsmittel zur Entscheidung über deren systematische Stellung bilden können. Ausser den soeben angedeuteten Schwierigkeiten muss man aber noch andere vor Augen haben. So ist hier zwar ein recht umfangreiches Material untersucht worden, aber dies umfasste im ganzen doch kann ein Viertel sämtlicher Umbelliferengattungen. Ferner stammte das untersuchte Material grossenteils von in botanischen Gärten gezüchteten Pflanzen, und da diese sich oft in anderem Erdreich und Klima befinden als dem natürlichen, ist es möglich, dass die gefundenen Verhältnisse in manchen Fällen nicht die typischen sind (z. B. hinsichtlich der EMZ-Anzahl, der Verdrängung des Nuzellus; vgl. mit dem Verhalten der Blüten aus den Seitendolden). Was schliesslich die Frage betrifft, wie weit es zulässig sein kann, Charaktere (oft mehr oder weniger subtile), die der Samenentwicklung entnommen sind, bei der Systematik innerhalb einer und derselben einheitlichen Familie zu verwenden, so muss sie für jeden Fall gesondert beantwortet werden: in der einen Familie können solche Charaktere vollständig wertlos sein, in der anderen können sie so auf die verschiedenen Gattungen verteilt sein, dass sie ein Ausdruck für gewisse phylogenetische Verhältnisse und Entwicklungslinien zu sein scheinen. Einen Versuch, besonders die Beobachtungen PÉCHOUTRES (1902) für das System der Rosaceen zu verwenden, machte JACOBSSON-STIASNY (1914).

Grosse Schwierigkeiten erheben sich auch dadurch, dass die verschiedenen Umbelliferengattungen teilweise einander sehr nahestehen und oft Verbindungen

nach mehreren verschiedenen Richtungen haben (s. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE 1893). Systematisch ist die Familie auch ziemlich verschieden behandelt worden, und die aufgestellten Systeme bilden nach WOLF (1910, S. 22) in vielen Fällen keinen richtigen Ausdruck für die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen. Ausser den äusseren morphologischen und besonders den karpologischen Charakteren, hat man oft auch die Anatomie der Blätter und des Stammes für die Systematik anzuwenden versucht (VAN NOENEN 1895, NESTEL 1905, vor allem GÉNEAU DE LAMARLIÈRE 1893; s. a. DRUDE 1897, CALESTANI 1905), doch stellen sich hierbei grosse Schwierigkeiten in den Weg (FUNK 1912, S. 37 und 63: die Gestaltsverhältnisse der peripherischen Stereomsysteme des Stammes können zwar in gewissen Fällen von Bedeutung für die Artcharakteristik sein, kommen aber gar nicht in Betracht, wenn es sich um grössere Gruppen handelt; der Qualität seiner Elemente ist dagegen wahrscheinlich eine systematische Bedeutung beizumessen).

In der nachstehenden Diskussion wurden fast nur die von DRUDE (= D., 1897), CALESTANI (= C., 1905) und von BENTHAM und HOOKER (= B.-H., 1862—67) aufgestellten Systeme berücksichtigt; ferner werden nur die hier gemachten Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte in Betracht gezogen. Wie schon jetzt erwähnt werden muss, handelt es sich hier in der Hauptsache nur um einen Hinweis, in welchem Masse die Gattungen, die in die gleiche Gruppe gestellt werden, einander gleich oder ungleich sind; eine Charakterisierung oder Abgrenzung grösserer Gruppen kann nur in geringerem Grade stattfinden.

Die Unterfamilie *Hydrocotyloideae*, am meisten ausgebreitet in Australien und auch in Südamerika, dürfte die älteste sein und gilt für diejenige, bei der die grössten Ähnlichkeiten mit *Araliaceae* vorkommen. DRUDE (1886) meinte anfangs im Hinblick auf die geographische Verbreitung der Familie, die Umbelliferen hätten eine polyphyletische Herkunft, später aber (1897, S. 109) sagte er, »dass die australen Florenreiche als die Heimat der ganzen Familie der Umbelliferen angesehen werden können«, wo sich die *Hydrocotyloideae* wahrscheinlich aus den *Araliaceen* entwickelt hätten. Nach IRMSCHER (1922, S. 205 ff.) kann dagegen die heutige Verbreitung der Umbelliferen nur dadurch erklärt werden, dass sie ihre Heimat in der tropischen Zone hatten, wo sie sich aus den *Araliaceen* entwickelten, und von dort geschah eine bipolare Auswanderung einerseits nach Australien usw., anderseits nach der nördlichen extratropischen Zone. Jedenfalls sind doch *Hydrocotyloideae* ein alter Stamm, »in den zuerst isolierten australen Gebieten sowohl abgeschnitten als auch konserviert worden, ähnlich wie so viele alte Typen anderer Verwandtschaft« (l. c. S. 207), »es spiegeln . . . die Umbelliferen die Genese der grossen Florenreiche wieder«. Hier wurden *Hydrocotyloideae* wenig untersucht. Was die Samenentwicklung betrifft, so bestanden Ähnlichkeiten mit gewissen *Araliaceen* (vgl. S. 106) in der Ausbildung des Funikulus (bei der Gruppe *Hydrocotyleae*) und in der Abwesenheit einer chromophilen Zellgruppe in der Chalaza. *Actinotus*, der von B.-H. zu den *Saniculeae* gezählt wird (s. auch D., S. 124) scheint bezüglich des Aussehens der Samenanlage und des Funikulus hierherzugehören. Schon *Hydrocotyle*, das an erster

Stelle im System steht, hat einen stark reduzierten Nuzellus, und die Anwesenheit von nur zwei Samenanlagen deutet wohl auch auf Reduktion. In der Gruppe *Mulineae* war der Funikulus länger und besass nicht jene haarähnlichen Papillen, wodurch die Ähnlichkeit mit den übrigen Umbelliferen grösser ist. *Drusa* scheint mit allen ihren Eigenheiten eine abgeleitete Form zu sein (vgl. auch *Bowlesia*). Ob 16-kernige Embryosäcke abgeleitet oder primitiv sind, ist von vielen Forschern diskutiert worden (für letzteres haben sich besonders ERNST 1908, SCHÜRHOFF 1919 ausgesprochen, für ersteres PALM 1915, HÄUSER 1916; siehe auch S. 23—24 dieser Abhandlung).

Die wenigen untersuchten zur Unterfamilie *Saniculoideae* — die von C. und B.-H. mit der vorhergehenden vereinigt wird — gehörigen Arten waren einander gleich. Die Zahl der Antipoden war in der Regel bedeutend, der Mikropylkanal ungewöhnlich lang, der Nuzellus lang, aber in seinem oberen Teil reduziert. *Sanicula* schien von den anderen etwas verschieden zu sein; jedoch gelten *Astrantia* und *Sanicula* als einander nahestehend, *Eryngium* als abweichender (C. 1905, WOLF 1913). In der Gruppe *Lagoecieae* fand sich eine ordentliche Gruppe chromophiler Zellen, und sie nähert sich dadurch der nächsten Unterfamilie.

Die Unterfamilie *Apioideae* enthält die grosse Mehrzahl der Umbelliferengattungen. In ihr findet man einen Typus der Embryosackentwicklung, den man den Anethumtypus nennen kann; er ist gekennzeichnet durch in der Regel mehrere EMZ, persistierende, »anethumartige« Makrosporen; die chalazale Makrospore wächst ein wenig in die Chalaza hinunter, der Nuzellus wird an der Seite verdrängt, bald tritt eine chalazale Ausbuchtung des Embryosacks auf usw. (s. oben die Zusammenfassung der Samenentwicklung). Dieser Typus erscheint oft nicht in allen diesen Charakteren gleich deutlich, aber man konnte ihn doch mehr oder weniger bei allen untersuchten, von D. zu den Peucedaneen gezählten Gattungen erkennen (ausgenommen *Capnophyllum*; bei *Levisticum* und möglicherweise *Ferula* tritt er undeutlich hervor). Dieser Typus fand sich, wie es schien, auch bei der Mehrzahl der Seselinen mit Ausnahme von *Oenanthe*, *Meum* und vielleicht *Athamanta*. Unter den übrigen Umbelliferen konnte man hier und da in der einen oder anderen Beziehung Ähnlichkeiten mit diesem Typus finden (*Coriandrum*, doch nicht *Bifora*; *Conium*, wo aber die Verdrängung des Nuzellus ganz anders erfolgt). Dieser Anethumtypus ist offenbar ein abgeleiteter Typus und durch ihn kommt die Mehrzahl der *Seselinae* und *Peucedaneae* einander näher und in ein gewisses gegensätzliches Verhalten zu den anderen Apioideen, die Grenze ist jedoch keineswegs scharf. Er deutet darauf hin, dass diese Gruppen phylogenetisch jünger sind.

Innerhalb der Untergruppe *Scandicinae* gehören zweifellos *Chaerophyllum*, *Anthriscus*, *Physocaulis* und *Myrrhis* zusammen. Das Aussehen der Samenanlagen, das Wachstum des Embryosacks, der Bau und die Verdrängung des Nuzellus sind gleich (*Physocaulis* ist jedoch den anderen weniger ähnlich; dieser Gattung kommt nach BRIQUET 1904 »un rang générique« zu und ist sowohl von *Anthriscus* wie *Chaerophyllum* deutlich verschieden sie ist infolgedessen nicht *Chaerophyllum* beizu-

zählen). *Anthriscus* und *Physocaulis*, wie C. es tat, auszuschneiden und zu den Caucalinen zu zählen, dürfte unrichtig sein. *Scandix*, nach der die Gruppe ihren Namen bekommen hat, wich mehr ab. Die Gattung zeigt Gleichheiten mit *Caucalinae* (Nuzellus klein usw.), und beide Gruppen haben nach D. viel Gemeinsames (sie sind bei D. nur Untergruppen). *Scandix'* grosser Obturator fand sich jedoch nirgends. Etliche der Verschiedenheiten (die Form der Samenanlage, die Grösse des Nuzellus und des Embryosacks usw.) wurden wohl durch die abweichenden Raumverhältnisse im Merikarp bedingt. *Molopospermum* schliesslich hat eine Samenanlage u. a. von ganz anderem Aussehen (das Fruchtknotenfach war sehr geräumig), und man kann in Zweifel sein, ob es hierher gehört. In der Tat ist es oft *Smyrnieae* zugeführt worden; von B.-H. und C. wurde es *Physospermum* nahegestellt und zeigt im Aussehen der Samenanlage wie im Bau des Nuzellus und des Embryosacks grosse Ähnlichkeiten mit dieser Gattung, bei der ja auch die abortierenden Samenanlagen gross waren. Nur wenige Gattungen der *Caucalinae* wurden untersucht. Oft hat man auf die Ähnlichkeit zwischen *Orlaya* und *Daucus* hingewiesen. C. reiht sie in die *Daucus*-Gruppe ein, B.-H. bringen *Daucus*, wozu sie auch *Orlaya* rechnen, zu den Caucalineen. Die Ähnlichkeit erstreckte sich betreffend *O. grandiflora* und *D. carota* auf gewisse embryologische Einzelheiten. So hatten beide ein deutliches Postament, der neu gebildete Embryosack war klein und sehr schmal, erweiterte sich dann und bekam dabei bei beiden Arten genau dieselbe Form. D. hat zwar die Ähnlichkeit dieser beiden Gattungen auch erkannt, aber wegen der Ähnlichkeiten zwischen *Daucus* und *Laserpitium* hat in seinem System erstere Gattung eine andere Stelle erhalten. Die Ähnlichkeit mit *Laserpitium* ist hinsichtlich Form und Grösse des Embryosacks und der Samenanlage usw. doch nicht so gross wie mit *Orlaya*.

Die beiden untersuchten *Coriandreae* hatten Samenanlage und Embryosack von gleichem Aussehen (s. oben). Nach D. hat die Gruppe ihre meisten Verwandten bei *Smyrnieae physocarpae*. Die drei hier untersuchten Smyrnieen gehörten dieser Gruppe an. Sie waren einander recht ungleich. Dass die Mantelschicht bei allen dreien ebenso wie bei *Coriandrum* und *Bifora* um den Embryosack herum stets gut entwickelt ist, kann verdienen erwähnt zu werden. *Molopospermum* gehört wohl ebenfalls hierher. Die Smyrnieen hatten übrigens grosse Samenanlagen mit dickem Integument. Ausser dass die Gattungen untereinander verschieden waren, wiesen sie auch nach anderen Gruppen hin. Durch Vermittlung von *Physospermum* und *Molopospermum* wird eine Anknüpfung an *Scandicinae* gebildet (*Myrrhis*, die als mit *Molopospermum* verwandt betrachtet wird, hat ähnlichen Nuzellus), und von dort geht über *Scandix* der Weg zu den Caucalinen. Die Ähnlichkeit mit *Coriandreae* ist erwähnt worden. Das mehrzellige Archespor bei *Conium* deutet nach *Seseliniae* und *Peucedaneae* hin, während die grosse Samenanlage mit dem dicken Integument teils auf die letztgenannten Gruppen, teils auf *Laserpitieae* hinweist.

Von den zahlreichen untersuchten *Carinae* hatte *Bupleurum* einen grossen Embryosack (von ähnlicher Form wie der bei *Levisticum* u. a.). Es gehört zu *Ammineae*

heteroclitae. Die übrigen hier untersuchten Gattungen gehören mehr zusammen (fast alle werden von C. zu der Gattung *Apium* vereinigt). *Petroselinum* und *Ammi* zeigten grosse Ähnlichkeit in vielen Einzelheiten. Ob die Form des fertigen Embryosacks mit chalazaler Ausbuchtung und die Tatsache, dass sich EMZ und Pollenmutterzellen ungefähr gleichzeitig teilen, darauf hindeuten soll, dass sie einen Übergang zu den *Seselineae* bilden, mag dahingestellt bleiben. Die untersuchten *Pimpinella*-Arten hatten eine charakteristische Embryosackform. Bei *Carum* erhielt der Embryosack jedoch später ein ähnliches Aussehen, *Pimpinella* hat sich vielleicht aus *Carum* entwickelt. *Aegopodium* war *Carum* teilweise ähnlich; die oberste Makrospore persistierte auch, aber nicht so lange. *Cicuta* und *Apium* hatten nichts Charakteristisches. *Sium* wich in einigen Beziehungen ab (Mantelschicht u. a.). Man kann also kaum wie D. *Petroselinum* und *Ammi* in verschiedene Gattungsgruppen einreihen, ebensowenig *Carum* und *Pimpinella*. Auch kann man nicht wie B.-H. *Petroselinum* mit *Carum* zusammenbringen, *Ammi* als besondere Gattung ansehen und gewiss nicht *Sium* *sisarum* zu *Pimpinella* hinbringen. Besser passen die beschriebenen Verhältnisse zu der von C. aufgestellten Ordnungsreihe seiner *Apium*-Untergattungen.

Innerhalb der Untergruppe *Seselineae* fanden sich, wie bereits erwähnt, grössere Verschiedenheiten der untersuchten Gattungen; sie hat ja den Charakter einer Übergangsgruppe. Im Hinblick darauf, dass hier gewöhnlich der Anethumtypus vorkommt, dürfte es wohl am geeignetsten sein, diese Pflanzen, wie man es ja im allgemeinen zu tun pflegt, eine Gruppe *Seselineae* bilden zu lassen. D. hat deren Ähnlichkeit mit den Carinen doch wohl zu stark betont, indem er sie nur eine Untergruppe der *Ammineae* sein lässt. *Anethum*, *Foeniculum* und *Aethusa* waren einander sehr ähnlich (besonders die beiden erstgenannten) und gehören wohl nahe zusammen. Gewöhnlich pflegt man jedoch *Anethum* zu *Peucedaneae* zu zählen, und B.-H. haben es sogar in die Gattung *Peucedanum* eingereiht. *Aethusa* wurde von C. ebenfalls zu *Peucedaneae* gerechnet. Ähnlichkeiten bestehen auch mit *Peucedanum* im Nuzellusbau u. a., aber *Anethum* und *Aethusa* gehören doch in die Nähe von *Foeniculum*. *Seseli* wich mehr ab mit seinem kleineren Nuzellus und geringerer Zahl von EMZ; aber das Aussehen der Makrosporen, die Nuzellusverdrängung u. a. zeigen, dass *Seseli* hierher gehört. *Silaus* hatte zwar, wie es schien, nur eine EMZ, aber das Aussehen der Makrosporen, ihr Hinunterwachsen in die Chalaza, das Aussehen der Samenanlage veranlassen zu der Auffassung, dass *Silaus* dem Anethumtypus folgt, obwohl sich oft ein Nuzellusrest oberhalb des Eiapparats befindet. *Silaus* muss vielleicht nahe bei *Seseli* stehen, wurde aber von den verschiedenen Forschern verschiedenen Untergruppen zugeteilt, von C. zu der Gattung *Ligusticum*. *Portenschlagia* ist nur wenig untersucht worden, sie scheint mit *Seseli* und *Silaus* zusammenzugehören. Ihr sehr kurzer Nuzellus erinnert jedoch an den bei *Levisticum*. C. hat *Portenschlagia* nebst *Athamanta* zu den *Scandlicineae* gezählt, D. betont die Ähnlichkeit mit *Magydaris* in *Smyrnieae*, B.-H. stellen sie neben *Seseli*. *Oenanthe*, die in der Regel neben *Seseli* gestellt wird, zeigte so grosse Verschiedenheiten, dass sie wohl zu einer ganz anderen Gruppe kommen müsste; zu welcher, lässt sich

jedoch nicht sagen. *Meum* war ebenfalls verschieden. Leider wurden keine anderen Angehörigen der Gattungsgruppe *Ligusticum* untersucht, mit Ausnahme einer *Ligusticum*-Art, die nicht sicher bestimmt werden konnte, die aber eine EMZ hatte, einen ziemlich kurzen Nuzellus, der wie bei *Levisticum* verdrängt wurde und eine ähnliche, allerdings kleinere Samenanlage besass; vor der Befruchtung bildete sich eine chazale Ausbuchtung des Embryosacks, dadurch dass dieser sich in seinem basalen Teil nicht erweiterte. Falls die übrigen Ligusticeen sich ähnlich entwickelten, dürfte *Athamanta* ihnen angegliedert werden. Sonst pflegt man *Athamanta* neben *Portenschlagia* zu stellen, obwohl diese beiden keine grössere Ähnlichkeit zeigen (Nuzellus, Samenanlagen verschieden).

Angelicinae, die bei D. *Peucedaneae* einleiten und den Übergang von *Seseliniae* bilden, werden von den anderen Forschern zu *Seselineae* gezählt. *Archangelica* und *Angelica silvestris* waren einander ähnlich und charakteristisch (in bezug auf Nuzellus, Samenanlagen, Obturator); *A. lucida* war weniger ähnlich, gehört aber auch einer etwas abweichenden Artgruppe an. *Levisticum* zeigte keine Ähnlichkeit mit *Angelica*, und seine Stellung erscheint unklar. Vielleicht gehört es zu *Ligusticeae* und vermittelt den Übergang von dort. Die übrigen gehören nach D. besser zusammen. *Cupnophyllum* schien jedoch unähnlich zu sein mit seinem kleinen Nuzellus, wenn auch grossem Integument. (Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Torilis* war unbestreitbar.) B.-H. betonen seine Ähnlichkeit mit *Aethusa* (besteht offenbar nicht in der Samenentwicklung), aber bringen es neben *Siler* zu *Seselineae*, C. stellt es ebenfalls neben *Siler*, aber bei *Peucedaneae*. Nichts scheint gegen seine Verwandtschaft mit *Siler* zu sprechen. Unter den übrigen Peucedaneen waren *Pastinaca* sowie die untersuchten Tordyliinen, *Heracleum* und *Zozimia*, einander sehr ähnlich. Sie sollten also nicht verschiedenen Untergruppen zugeteilt werden. C. hat sie ja auch alle drei unter dem Gattungsnamen *Pastinaca* vereinigt. BOISSIER (1872) hat *Pastinaca* zu *Tordyliineae* gezählt und es neben *Malabaila* gestellt; NYMAN (1878) hat *Pastinaca*, *Heracleum*, *Opopanax* zu einer Untergruppe *Pastinaceae* vereint. Es sei erwähnt, dass *Opopanax* wirklich in bezug auf den Nuzellus Ähnlichkeiten mit *Pastinaca* u. a. aufwies, sodass die genannten vier Gattungen vielleicht zusammengehören. Wahrscheinlicher ist jedoch wohl, dass *Opopanax* mehr Zusammengehörigkeit mit *Angelica* besitzt, da mit dieser Gattung nicht nur der Bau des Nuzellus, sondern auch die Samenanlagen übereinstimmten. *Lophosciadium* und *Thysselinum* waren einander ähnlich und ähnelten auch *Anethum*, *Imperatoria* war etwas abweichend. Die letztere ist von einigen mit *Angelica* zusammengebracht worden. Dort fand sich ja ein ähnlicher Nuzellus (kam auch bei *Opopanax*, *Pastinaca*, *Heracleum* und *Zozimia* vor).

In allen drei Untergruppen der *Lascrptiticae* fand sich stets nur eine EMZ in einem schmalen Nuzellus; das Verhalten der Makrosporen, die Nuzellusverdrängung, die ziemlich persistierende Nuzellusbasis erinnerten an *Smyrniciae*, *Carinae* u. and. Gruppen. Das Integument war jedoch dick wie bei vielen Arten der beiden unmittelbar vorhergehenden Gruppen. Nach D. bildet *Siler* den Übergang von den *Peucedaneae*. Es erscheint jedoch unsicher, ob hier von neuem eine Reduktion der

EMZ-Anzahl eingetreten ist. *Silers* Ähnlichkeit mit *Capnophyllum* wurde oben erwähnt. *Laserpitium* zeigte Ähnlichkeiten mit diesen beiden (Embryosack schmal wie bei *Capnophyllum*, Integument dick), und *Melanoselinum* war *Laserpitium* sehr ähnlich. *Elaeoselinum*, von B.-H. zu den Laserpitieen gerechnet, wird von C. sogar in die Gattung *Laserpitium* eingereiht. C. geht hier wohl zu weit, doch gehören diese fünf Gattungen wohl mehr oder weniger zusammen. Ihren Anschluss findet vielleicht diese Gruppe in der Nähe der Caucalinen oder Seselinen mit einer EMZ. *Daucus*' Stellung ist schon vorher diskutiert worden; er dürfte zu *Caucalinae* gehören.

Die systematische Stellung der Umbelliferen.

KRATZER (1918, Seite 329 bis 335) hat vor einiger Zeit die Prinzipien diskutiert, nach denen die Samenentwicklung Bedeutung für die Systematik besitzen sollte. Der Bau des Nuzellus (ob crassi- oder tenuinuzellate Samenanlagen), die Zahl der Integumente, die Stellung der Samenanlagen im Ovarium, die etwaige Bildung einer Deckzelle, die Endospermbildung (nukleare oder zellulare), Haustorien, Mantelschicht u. a. sind zu berücksichtigen. Weichen zwei Pflanzengruppen bezüglich einiger dieser Charaktere von einander ab, so spricht die Samenentwicklung gegen die Verwandtschaft, herrscht volle Übereinstimmung, kann man nach KRATZER nur sagen, dass die Samenentwicklung nicht gegen eine Verwandtschaft spricht. Um sagen zu können, dass sie dafür spricht, wird auch Gleichheit bezüglich gewisser spezieller Eigentümlichkeiten gefordert, die sich vielleicht beispielsweise im Bau der Samenschale finden können. Die Bedeutung dieser Charaktere wird nicht dadurch aufgehoben, dass einer von ihnen innerhalb gewisser, zweifellos verwandter Pflanzengruppen inkonstant sein kann; so kommen z. B. bei den Ranunculaceen, Rosaceen, Salicaceen sowohl ein als auch zwei Integumente vor, ja sogar innerhalb derselben Gattung (*Populus* siehe GRAF 1921, *Delphinium*). Schliesslich dürfte es ausserdem klar sein, dass ein Übergang von Samenanlagen mit zwei Integumenten zu solchen mit nur einem (bei *Populus* ist nach GRAF, im Gegensatz zu VAN TIEGHEM, das innere Integument neu hinzugekommen), ein Übergang von nuklearer zu zellulärer Endospermbildung (innerhalb gewisser Entwicklungslinien ist vielleicht stattdessen der zellulare Typus der phylogenetisch ältere), eine Reduktion des Nuzellus usw. auf mehreren Zweigen des Stammbaums der Angiospermen vor sich gegangen ist, was die Aufgabe erschwert, die Umbelliferen von anderen Reihen abzuleiten, da grosse Ähnlichkeit in der Samenentwicklung herrschen kann, ohne dass Verwandtschaft vorhanden ist.

Zu der Reihe *Umbelliflorae* pflegt man *Cornaceae*, *Araliaceae* und *Umbelliferae* zu zählen, deren Zusammengehörigkeit von der serologischen Forschung bestätigt wird (GOHLKE 1914, KOHZ 1923). Die Araliaceen gelten allgemein für die den Umbelliferen am nächsten stehende Familie und für die ältere der beiden (DRUDE 1886, HARMS 1894, WARMING 1913, siehe auch S. 100 diese Abhandlung). Die Ähnlichkeiten sind so gross, dass BAILLON (1880) die Araliaceen als eine Gruppe innerhalb der

Umbelliferen bezeichnet hat, und CALESTANI (1905) sie die erste der vier Unterfamilien seiner Apiaceen bilden lässt. VIGUIER (1906) betont dagegen, dass, wenn die Familien zusammengebracht werden sollen eine solche Einteilung der gebildeten grösseren Familie die richtige ist, dass *Araliaceae* und *Umbelliferae* zwei gleichgestellte Unterfamilien bilden. Die Araliaceen sind meistens — oft allerdings nur recht schwach — verholzte, die Umbelliferen krautige Formen, und die krautigen Angiospermen sind, wie angenommen wird, aus den holzigen Formen entstanden, dadurch dass das Holz in deren Stämmen eine immer schwächere Ausbildung erhalten hat. Verschiedene amerikanische Forscher haben zu zeigen versucht, in welcher Weise diese Umwandlung des Stammes während der phylogenetischen Entwicklung erfolgte, wobei jedoch verschiedenartige Ansichten zu Tage getreten sind (s. SINNOTT und BAILEY 1914, Fig. 14, 15 betreffs *Acanthopanax* und *Sium*; Kritik in JEFFREY und TORREY 1921, S. 236; Entgegnung SINNOTT und BAILEY 1922: ihre Figur 22 zeigt *Acanthopanax* als eine Übergangsform).

Die Embryologie einer Anzahl von Araliaceen wurde eingehend von DUCAMP (1902) untersucht, auch PIGOTT (1915) und JÖNSSON (1880, 1881) haben Beiträge dazu geliefert. Die Ähnlichkeit mit der der Umbelliferen ist gross, doch finden sich auch einige Abweichungen. So enthält der Nuzellus im allgemeinen mehr Zellreihen als bei letzterer Familie, und die Archesporzelle sondert eine Deckzelle ab, die sich teilt, sodass die EMZ von der Epidermis durch eine oder zwei Zellschichten getrennt ist. In der Regel bilden sich nur drei Makrosporen (bei *Nothopanax* scheinen es vier zu sein, s. PIGOTT l. c., S. 608). Diese letzte Verschiedenheit ist vielleicht nicht so bedeutungsvoll, aber das Absondern der Deckzelle stempelt die Araliaceen als eine phylogenetisch ältere Familie, in der die Reduktion des Nuzellus noch nicht so weit fortgeschritten ist. Ihre nahe Verwandtschaft mit den Umbelliferen ist jedoch auch in der Samenentwicklung offenkundig; sollen aber die Familien vereinigt werden, was vielleicht nicht so zweckmässig ist, so muss die Verschiedenheit doch stärker zum Ausdruck kommen als bei BAILLON und CALESTANI, nämlich so wie bei VIGUIER. Spezielle Ähnlichkeiten mit *Hydrocotyleae* finden sich beispielsweise bei *Aralia*, wo der Funikulus mit einzelligen Härchen, enthaltend »granulations protéiques«, bedeckt ist, eine Ausbildung des Funikulus, die bei keinen anderen Umbelliferen gefunden worden ist (siehe auch S. 100).

Bezüglich der Cornaceen entstehen grössere Schwierigkeiten. Zunächst ist diese Familie heterogener und hat von verschiedenen Forschern eine recht verschiedene Abgrenzung erhalten (siehe HARMS 1897, WANGERIN 1906, HORNE 1909, 1914, HAL-LIER 1918, 1922, WARMING 1913). Die engste Umgrenzung hat ihr WANGERIN gegeben, aber auch seine *Cornaceae* sind nach HORNE (1914) heterotyp, sie besteht nach ihm aus Formen, die keinen gemeinsamen Ursprung haben. Im allgemeinen ist man wohl der Ansicht, dass diese Familie den übrigen dieser Reihe ferner steht (EICHLER 1878, WETTSTEIN 1911, vgl. schon AGARDH 1858, S. 232 ff., 303), und einige Forscher wollen deren Zugehörigkeit sogar ganz leugnen, so WARMING (1913), der die Reihe *Cornales* aufstellt, in der auch *Hippuris* einen Platz erhält und die neben

die Caprifoliaceen gestellt werden sollte, ferner auch HOAR (1915, S. 62), der nach einem Vergleich der Anatomie des Stammes bei den drei Familien zu dem Schluss kommt, dass »using the anatomy as criterion the Cornaceae should not be placed in the same cohort with the Araliaceae and with the Umbelliferae«.

Eine gewisse Variierung der Samenentwicklung scheint innerhalb der Familie zu herrschen. Eingehendere Spezialuntersuchungen wurden angestellt bezüglich *Du-*

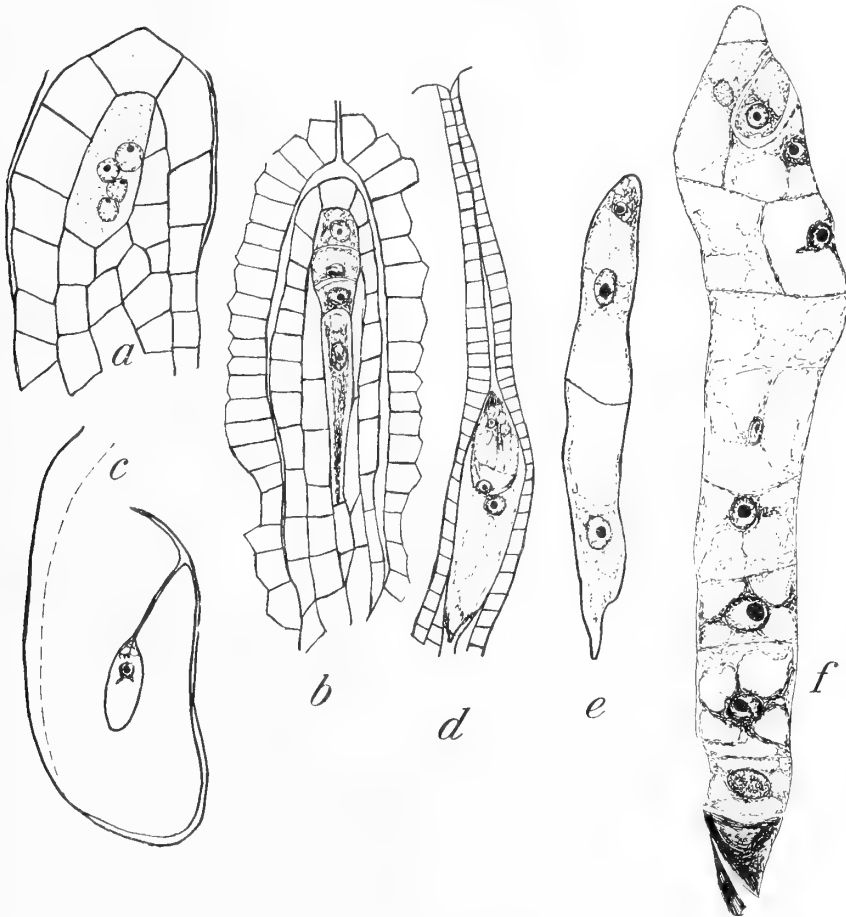


Fig. 18. *a* *Cornus mas*. Nuzellus nach der Reduktionsteilung. $\times 500$. *b-f* *C. svecica*. *b*² Nuzellus mit Makrosporen. $\times 500$. *c* Samenanlage in Fruchtfach. Gefäßstrang markiert. $\times 80$. *d* Embryosack und Mikropylkanal. $\times 225$. *e* Embryosack nach der ersten Teilung des Zentralkerns. $\times 225$. *f* Junges Endosperm und Eizelle. $\times 400$.

vidia involucrata (HORNE 1909), *Aucuba japonica* (PALM und RUTGERS 1917), *Cornus florida* (MORSE 1907). HORNE (1914) hat auch das Ovarium und den Bau der Samenanlage bei verschiedenen Gattungen studiert. Auch WARMING (1913) und JÖNSSON (1881) haben eine Reihe von Angaben geliefert. Selbst habe ich einige *Cornus*-Arten, besonders *C. svecica*, untersucht. Die Stellung der Samenanlagen variiert. Epitrop sind sie z. B. bei *Curtisia*, *Davidia*, *Nyssa* (die WARMING deshalb nicht zu der Familie zählt); in der Regel sind sie jedoch apotrop, erhalten hierbei aber dann eine

tangentielle Stellung mit seitwärts gewendeter Mikropyle (Pleurotropie) bei einigen Gattungen (*Cornus* u. a., siehe HORNE und WARMING; rein apotrop sind sie nach HORNE bei *Corokia* und *Helwingia*). Pleurotrope Samenanlage finden sich bei den Caprifoliaceen und Valerianaceen (s. ASPLUND 1920). Ein einziges Integument ist vorhanden (auch bei *Davidia* und *Nyssa*, HORNE 1914), das hoch oben mit dem Nuzellus verschmolzen sein kann (*Davidia*, *Helwingia*). Der Nuzellus ist bei *Aucuba* gross (HORNE, PALM und RUTGERS), die Archesporzelle sondert dort eine Deckzelle ab, die sich ebenso wie die Epidermiszellen periklin teilt. Bei den übrigen ist die Samenanlage tenuinuzellat, der Nuzellus wird in seinem oberen Teil vom Embryosack zerstört, Deckzellen sind nicht vorhanden. Die Grösse des Nuzellus variiert (HORNE), reduziert ist er bei *Helwingia*, aber besonders bei *Cornus svecica* (Verf.), bei der der obere Teil der EMZ rings herum an die Epidermis grenzt (s. Fig. 18 b). Mehrzelliges Archespor scheint das gewöhnliche zu sein (*Benthamia*, *Davidia* auch andere Gattungen, siehe HORNE; *Cornus alba* Verf.). Eine EMZ findet sich jedoch bei *Aucuba japonica*, *Cornus florida* (MORSE), *Cornus svecica* und, wenigstens manchmal, bei *C. mas* (Verf.). Gewöhnlich werden vier Makrosporen gebildet; bei *C. florida* bilden sich vier freie Kerne in der EMZ, von denen drei degenerieren und der vierte durch seine Teilungen die Kerne des Embryosacks entstehen lässt. Eine ganz ähnliche vierkernige Zelle beobachtete Verfasser bei *C. mas* (Fig. 18 a), während *C. svecica* dagegen vier Makrosporen bildete, von denen die chalazale den Nuzellus verdrängte und sich zu einem normalen Embryosack entwickelte (Fig. 18 b). Ein achtkerniger Embryosack bildet sich, bei *Davidia* (HORNE 1909) und *Benthamia* (Jönsson 1881) haben jedoch mehrere Makrosporen die Tendenz zu keimen.

Die Endosperm bildung ist von Anfang an zellular. Bei *C. svecica* beobachtete Verfasser nach der Befruchtung eine Wand quer über den Embryosack, die diesen in zwei lange, einkernige Endospermzellen teilte (Fig. 18 e). Die folgenden Stadien wurden nicht gesehen, bevor acht Zellen in einer Reihe gebildet waren; danach treten Längsteilungen ein (Fig. 18 f). Die Endospermzellen am Chalazaende waren kleiner und plasmareicher, und nach einiger Zeit sind die an der Eizelle belegenen ebenfalls reich an Plasma. Bei *C. Bayleyi* und *Purpusi* gab es sicherlich auch zellulare Endosperm bildung, und diese kommt nach PALM und RUTGERS wahrscheinlich auch bei *Aucuba japonica* vor, bei der diese Forscher nämlich ein sechszehnzelliges Endosperm gesehen haben; ferner sagte schon HORNE: »It would appear that the endosperm is a walled tissue *ab initio*. This is so in an eightcelled endosperm of *Sambucus* and in slightly older stages of *Cornus* and *Davidia*» (1909, S. 318). *Davidia* hat epitrope Samenanlagen und wurde von vielen Forschern von den Cornaceen ausgeschlossen (WANGERIN, ENGLER-GILG 1919); interessant ist dabei, dass die Endosperm bildung wahrscheinlich ähnlich ist wie bei *Cornus* und *Aucuba*. Die zellulare Endosperm bildung ist vielleicht ein Charakter, der innerhalb der Familie konstanter ist als Stellung und Aussehen der Samenanlagen. Es ist hinzuzufügen, dass HOAR (l. c., S. 59) bei seinen anatomischen Studien zu dem Ergebnis kam, dass *Davidia* und *Nyssa* nicht von den Cornaceen getrennt werden dürfen (s. auch HALLIER 1918).

Schliesslich sei erwähnt, dass bei *C. svecica* der Embryosack kleiner und plasmareicher war als bei den Umbelliferen, die Antipoden waren ephemerer, die Eizelle lag weiter unten im Embryosack, die Mantelschicht war in späteren Stadien sehr deutlich und umkleidete auch den Mikropylkanal, was bei keinen Umbelliferen der Fall war (Fig. 18 *d*). Der Mikropylkanal war auch relativ länger als bei den Umbelliferen, und der Funikulus war, wie bei anderen Cornaceen, besonders kurz, aber dick (Fig. 18 *c*).

Die grosse systematische Bedeutung der Endospermibildung hat SAMUELSSON (1913) gezeigt. Dass sich Familien, die für nahe verwandt gelten wie *Gentianaceae* und *Menyanthaceae* (STOLT 1921), darin verschieden verhalten, kann die Tatsache nicht beeinflussen, dass die zellulare Endospermibildung der Cornaceen zusammen mit Charakteren aus der Anatomie, der Stellung und dem Aussehen der Samenanlagen usw., gute Gründe darstellen, die für WARMINGS Ansicht sprechen, dass die Familie nicht zu den Umbellifloren gezählt werden darf, und zwar trotz der Ergebnisse der sero-diagnostischen Forschung. Denn es scheint, als ob sie betreffs dieser Familien noch nicht einwandfreie Ergebnisse gezeitigt habe: keine Cornacee oder Araliacee ist noch als Immunisationszentrum verwendet. Haben *Cornaceae* trotz allem Verwandtschaft mit den beiden anderen Familien, so kann sie diese nur als eine abgeleitete Familie, die von den Araliaceen abstammt, haben, jedoch nicht als der primäre Stammvater der anderen, wie WANGERIN (1910), HALLIER u. a. meinten. Gegen letzteres spricht sehr die zellulare Endospermibildung. Die Samenentwicklung spricht jedoch gegen Verwandtschaft. Es sei hervorgehoben, dass *Hippuris*, die in Samenanlage und Embryosackentwicklung solche Ähnlichkeit mit den Cornaceen besitzt — *C. svecica* hatte auch einen sehr reduzierten Nuzellus —, ebenfalls zellulare Endospermibildung hat (JUEL 1911). Auch die Aquifoliaceen, die nach WARMING möglicherweise zu der *Cornales* gehören, haben, wie kürzlich gezeigt wurde, zellulare Endospermibildung. Ausserdem zeichnen sie sich durch ein Integument und eine tenuinuzellate Samenanlage aus, in der vier Makrosporen gebildet werden (SCHÜRHOFF 1921).

SUESSENGUTH (1921, S. 18) hält bei der Endospermibildung die Form des Embryosacks für ausschlaggebend: in schmalen, langsam wachsenden Embryosäcken erfolgt die Endospermibildung zellular (siehe jedoch SAMUELSSONS Ausführungen l. c., S. 133). Auch TISCHLER (1921 S. 200) sagt betreffs des zellularen Endospermibildungstypus, »dass das Merkmal sich systematisch nur sehr bedingt verwenden lässt« und fügt hinzu: »Man hat den Eindruck, in den 'breiten' Embryosäcken mit ihren rasch verlaufenden Kernteilungen wären anfangs noch zu wenig von den spezifischen für die Wandbildung nötigen Hormonen vorhanden. Ist aber die entsprechende 'Konzentration' einmal im Synzytium da, so kann mit einem Schlage das Versäumte nachgeholt werden«. Die Embryosäcke der Umbelliferen wachsen auch gleich nach der Befruchtung, besonders in der Breite, mehr als die der Cornaceen, und Kernteilungen sind häufiger. Allerdings ist zu betonen, dass die systematische oder phylogenetische Verwertbarkeit eines Merkmals wie der zellulare Endospermibildungstypus von der physiologischen

Ursache desselben unabhängig ist. Sie kann nur durch eingehende vergleichend-morphologische Studien bewiesen oder widerlegt werden.

Die Ähnlichkeit der *Umbelliflorae* mit der *Rubiales* ist oft betont worden. Dass Umbelliferen und Rubiaceen Ähnlichkeiten aufweisen, wurde hervorgehoben (DRUDE 1897, HAYATA 1921, Seite 208), aber noch häufiger pflegt auf die Ähnlichkeit zwischen Cornaceen und Caprifoliaceen hingewiesen zu werden (HARMS 1894, WARMING 1913, WETTSTEIN 1911, HAYATA 1921), besonders zwischen *Cornus* und *Sambucus* (HORNE 1914, der jedoch nicht für wirkliche Verwandtschaft ist). BESSEY (1915) und WERNHAM (1912) lassen die *Umbelliflorae* die *Rubiales* mit niedrigeren choripetalen Reihen bezw. den *Celastrales* und gewissen *Rosales* verbinden. Andere Forscher verneinen die Verwandtschaft geradezu, z. B. ausser HORNE besonders HALLIER (1918, Seite 118). Die neueren serologischen Untersuchungen (ALEXNAT 1922) zählen auch die Rubialen zu den Tubifloren und geben ihnen keine Verbindung mit den Umbellifloren. Vollkommen eindeutig scheinen die Reaktionen jedoch noch nicht zu sein (siehe KOHZ 1923).

Vieler Rubiaceen Embryosackentwicklung ist wohlbekannt (LLOYD 1899 und 1902, PIERPAOLI 1917, v. FABER 1912). Sie zeigt in der Regel Eigentümlichkeiten, die man bei den Umbelliferen nicht wiederfindet. Das Integument wird so nahe der Spitze der jungen Samenanlage angelegt, dass sich ein eigentlicher Nuzellus nicht bilden kann. Der auswachsende junge Embryosack dringt in die Mikropyle ein, wobei er die sie bedeckende Endodermis (Mantelschicht) verdrängt, und entwickelt sich daselbst. An seiner Basis bleiben Archesporzellen erhalten. Der Embryosack ist klein; der eine Antipode ist oft sehr lang und teilt sich bei manchen Gattungen. Die Endosperm bildung ist im Gegensatz zu derjenigen der meisten anderen Sympetalen nuklear. Die Samenenentwicklung scheint jedoch kaum für nähere Verwandtschaft zwischen Rubiaceen und Umbelliferen zu sprechen. Ein Vergleich zwischen *Caprifoliaceae* und *Cornaceae* liegt ein wenig ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Nur wenige Caprifoliaceen sind untersucht worden und die meisten davon unvollständig, so dass man kein einheitliches Bild der Samenenentwicklung innerhalb der Familie erhalten kann. Die Stellung der Samenanlagen — Pleurotropie — ist ja ähnlich der bei *Cornus* (s. oben). Die Entwicklung des Embryosacks folgt bei einigen dem Liliumtypus (*Sambucus* LAGERBERG 1909), bei anderen bilden sich vier Makrosporen (*Viburnum lantana* HORNE 1914). Bei *Viburnum lantana* sondert die Archesporzelle eine Deckzelle ab (ASPLUND 1920). Die Grösse des Nuzellus scheint zu variieren. Stark reduziert ist er bei *Sambucus*. Die Endosperm bildung bei *Sambucus* ist zellular (LAGERBERG), innerhalb anderer Gruppen scheint der nukleare Typus vorzukommen (vgl. SAMUELSSON 1913), so bei *Linnaea* (GIGER 1913) und gewissen *Viburnum*. Die Samenenentwicklung scheint nicht gegen Verwandtschaft der beiden Familien zu sprechen, doch ist für eine Entscheidung dieser Frage eine genauere Untersuchung erforderlich.

Wenn es galt zu entscheiden, von welcher choripetalen Familie oder Familien-gruppe sich die Umbellifloren ableiten, kamen sehr verschiedene Meinungen in der

Literatur zum Ausdruck. »According to different views the *Umbelliflorae* are related all the way from the *Santalales* up to the *Rubiales*», sagt HAYATA (l. c., sid. 151). Mehrere Forscher haben an *Celastrales* und benachbarte Reihen gedacht, so v. WETTSTEIN. Besonders hat man dabei die Vitaceen im Auge gehabt (DRUDE 1897, CAMMERLOHER 1910, HAYATA 1921). Die Vitaceen haben jedoch einen grossen Nuzellus mit mehreren Lagern von Deckzellen und zwei Integumente (BERLESE 1892). Ein näherer Anschluss ist hier nicht zu finden. Dasselbe gilt für andere zugehörige Familien, z. B. *Rhamnaceae*. Die Celastraceen haben zwar reduzierten Nuzellus und nukleares Endosperm, aber zwei Integumente und andere Eistellung (VAN TIEGHEM 1901 b, SOLTWEDEL 1881). Die Stackhousiaceen haben dagegen ein Integument, doch grösseren Nuzellus (BILLINGS 1901). Die hierzu gerechneten Familien sind übrigens unvollständig untersucht, und auch ihre systematische Stellung ist in vielen Fällen unklar. Schliesslich hat HOFFMANN (1922) gefunden, dass eine serologische Verwandtschaft zwischen den Umbelliferen und mehreren hierhergehörigen Familien nicht besteht.

Mit *Hamamelidaceae* wurden die Umbellifloren speziell durch Vermittlung der Cornaceen in Zusammenhang gebracht (so HALLIER 1912 u. a.) Der sehr grosse Nuzellus und die zwei Integumente der Hamamelidaceen sprechen hiergegen.

Ähnlichkeiten mit *Santalales* wurden gezeigt (siehe HAYATA 1921, Seite 151), und vor kurzem hat HALLIER (1918, 1922) die Zusammengehörigkeit der Reihe mit diesen betont; besonders finden sich grosse Ähnlichkeiten zwischen Styraceen, Cornaceen und Olacaceen. Styraceen, Celastralen und Umbellifloren sind den Santalalen zuzuzählen, die ihren Ursprung von den Linaceen genommen haben, einer Familie, die ein genetisches Explosionszentrum ist, aus der sich viele verschiedene Familien und Reihen direkt gebildet haben (1922). HALLIER erweitert die Familie der Linaceen ganz bedeutend, indem er ihr viele Gattungen zuführt, die früher zu anderen Familien (Saxifragaceen, Celastraceen u. v. a.) gezählt worden waren. Die Mehrzahl Santalalen haben stark umgeänderte Samenanlagen ohne Integument, mit Haustorien, zellulärer Endospermibildung usw. Die Samenanlagen einiger Olacaceen und Grubiaceen haben jedoch ein Integument, und die letzteren sind nach VAN TIEGHEM (1901 b) tenuinuzellat und haben auch epitrope, hängende Samenanlagen. Ein näherer Vergleich konnte jedoch hier nicht angestellt werden.

Verwandtschaft mit *Myrtiflorae*, speziell zwischen Araliaceen und Myrtaceen wurde angenommen (HARMS 1894), und KOHZ (1923) leitet *Umbelliflorae* nach seinen serologischen Untersuchungen von den Myrtaceen ab. Diese haben jedoch einen grossen Nuzellus und zwei Integumente, und v. WETTSTEIN weist alle Verwandtschaft zwischen *Umbelliflorae* und *Myrtiflorae* bestimmt zurück. KOHZs Untersuchung hat zwar serologisch die Zugehörigkeit der *Umbelliflorae* zu dem »*Rosales*-Ast» der Angiospermen gezeigt, doch geht eben die Verwandtschaft mit den Myrtaceen nicht klar aus den Reaktionen hervor (siehe auch GOHLKE 1914, S. 64 ff. und 173). Die *Myrtiflorae* gehört nach KOHZ zu diesem Ast.

Vielleicht sollte man *Araliaceae—Umbelliflorae* stattdessen anderen *Rosales* an-

gliedern, nämlich einer der um die Saxifragaceen stehenden Familien. Die Pittosporaceen zählte VAN TIEGHEM zu den *Umbellales* (1891), zu denen später noch verschiedene andere Familien gerechnet wurden (1901 b). Aus BREHMERS (1916) Untersuchungen geht hervor, dass die Pittosporaceen ein dickes Integument haben und eine EMZ, die in einem Nuzellus liegt, der klein ist; keine Deckzelle war vorhanden, und sterile Zellen lagen neben der EMZ, verschieden an Zahl bei den beiden untersuchten Arten; vier Makrosporen bilden sich, der Nuzellus wird verdrängt, der Embryosack ist gross, schwach kampylotrop, achtkernig; nukleare Endospermibildung, die Eizelle teilt sich wahrscheinlich spät; reichlich Endosperm im Samen. Also grosse Übereinstimmung mit den Umbelliferen. Aber die Abwesenheit speziellerer Übereinstimmungen bewirkt, dass die Verwandtschaft der Familien deshalb keineswegs bewiesen ist. Die Bruniaceen (SAXTON 1910) haben ähnliche Samenentwicklung, der Nuzellus ist jedoch hier zellreicher, und eine Deckzelle scheint von der Archesporzelle abgesondert worden zu sein (siehe l. c., Figur 2). Die epigynen Escalloniaceen, *Hydrangea* und *Philadelphus* haben auch ein Integument, sehr kleinen Nuzellus, und es bilden sich vier Makrosporen (VAN DER ELST 1909, betr. *Philadelphus* auch GÄUMANN 1919). Auch die vermutlich von den Saxifragaceen abgeleiteten Podostemonaceen und Hydrostachyaceen haben einen sehr reduzierten Nuzellus (MAGNUS 1913, PALM 1915). Die letzteren haben zelluläre Endospermibildung und sind gänzlich sympetalenartig (PALM). Es ist also recht möglich, dass Araliaceen—Umbelliferen ziemlich nahen Zusammenhang mit gerade dieser Gruppe von Familien haben. Doch haben die Saxifragaceen apotrope Samenanlagen. Aus der Nähe der Saxifragaceen hat sie HALLIER früher (1908, S. 137) durch Vermittlung der Cornaceen hergeleitet, von den *Rosales* kommen sie nach WERNHAM (1912), gleicher Ansicht ist auch WANGERIN (1910). Und die serologische Untersuchung, in der aber noch manches unaufgeklärt ist, deutet auf die Verwandtschaft mit den höheren *Rosales* hin.

Was schliesslich JURICAS Auffassung von der Verwandtschaft der Umbelliferen betrifft, so ist sie in Kürze die, dass *Umbelliflorae* den Sympetalen zugereicht werden müssen, da VAN TIEGHEM gezeigt hat, dass die Pittosporaceen zur Umbelliflorenreihe gehören; nach JURICA sind *Pittosporaceae* »out of place among the *Rosales* and no doubt belong among the *Sympetales*» da sie zwei Karpiden, ein Integument und zuweilen eine etwas sympetale Blütenkorolle besitzen (letzteres nach WETTSTEIN). Die Notwendigkeit dieser Überführung der *Umbelliflorae* wird durch folgende, der Samenentwicklung entnommene Charaktere bewiesen: »The single integument, the anatropous ovule, the absence of parietal tissue of the megasporangium, the small nucellus and the complete tetrad of the megaspores of the *Umbelliferae*; all of which are general characters of the *Sympetales* in contrast with those of the *Archichlamydeae*«. Ein Vergleich mit der Samenentwicklung anderer Familien wird nicht gemacht, und sollte den von JURICA aufgezählten Charakteren entscheidende Bedeutung zugeschrieben werden, wäre man gezwungen, zahlreiche andere Familien verschiedener Reihen den Sympetalen zuzureihen.

Zitierte Literatur.

- AFZELIUS, K., 1919. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. Acta Horti Bergiani, 6.
- AGARDH, J. G., 1858. Theoria systematis plantarum. Lundæ.
- ALEXNAT, W., 1922. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. Botanisches Archiv, 1.
- ASPLUND, E., 1920. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 61, N:o 3.
- BAILLON, H., 1880. Histoire des plantes. VII. Paris.
- BARTSCH, E., 1882. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen-Früchte. Diss. Breslau.
- BEER, R., 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. Journ. of Genetics, 11.
- BEHRENS, W. J., 1875. Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Diss. Göttingen.
- BENTHAM, G. et HOOKER, J. D., 1862—67. Genera Plantarum, I. Londini.
- BERLESE, A. N., 1892. Studi sulla forma, struttura e sviluppo del seme nelle Ampelidee. Malpighia, 6.
- BESSEY, C. E., 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Missouri bot. Garden 2.
- BILLINGS, F. H., 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88.
- BLACKMAN, V. H., and WELSFORD, E. J., 1913. Fertilization in *Lilium*. Ann. Bot., 27.
- BOCHMANN, F., 1901. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte officineller Samen und Früchte. Diss. Bern.
- BOISSIER, E., 1872. Flora orientalis. II.
- BREHMER, G., 1916. Reliquiae Treubianae II. The development of the ovule and embryo-sac of *Pittosporum ramiflorum* ZOLL. and *Pittosporum timorense* BLUME. Ann. jard. bot. Buitenzorg, 29.
- BRIQUET, J., 1904. Sur la carpologie et les affinités du genre *Physocaulos nodosus*. Festschrift f. ASCHERSON.
- BURCK, W., 1906. Sur des plantes qui, à l'état sauvage, présentent le caractère de races intermédiaires, dans le sens de la théorie de la mutation. Archives néerlandaises, sér. II, 11.
- CALESTANI, V., 1905. Contributo alla sistematica delle ombrellifere d'Europa. Webbia, 1.
- CAMMERLOHER, H., 1910. Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. Bot. Zeitschr., 60.
- CAMPBELL, D. H., 1911. The embryo-sac of *Pandanus*. Ann. Bot., 25.
- CARANO, E., 1920. Studio cito-embryologico sul genere »*Erigeron*». Rendic. R. Accad. d. Lincei, Roma. Cl. sc. fis. mat. e nat., 29, 2° sem.
- , 1921. Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. Annali di Bot., 15.
- COULTER, J. M., 1898. Contribution to the life history of *Ranunculus*. Bot. Gazette, 25.
- COULTER, J. M., and CHAMBERLAIN, C. J., 1903. Morphology of Angiosperms. New York.
- DAHLGREN, K. V. O., 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 56, N:o 4.
- , 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endosperm-bildung. Zeitschr. f. Bot., 12.
- , 1922. Die Embryologie der Loganiazeengattung *Spigelia*. Svensk bot. Tidskr., 16.

- DOMIN, K., 1908 a. Monographie der Gattung *Didiscus*. Sitzb. d. k. böhm. Ges. d. Wiss.
 —, 1908 b, 1909. Morphologische und phylogenetische Studien über die Familie der Umbelliferen,
 I u. II. Bull. intern. de l'Acad. de sc. de Bohême.
- DRUDE, O., 1886. SCHENKS Handbuch der Botanik, Bd. III, 2. Breslau.
- , 1897. *Umbelliferae* in ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
- DUCAMP, L., 1902. Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. Sc. Nat., sér. VIII Bot., t. 15.
- EICHLER, A. W., 1878. Blüthendiagramme. II. Leipzig.
- V. D. ELST, P., 1909. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën.
 Diss. Utrecht.
- ENGLER, A. u. GILG, E., 1919. Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl. Berlin.
- ERNST, A., 1908. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. D. bot. Ges., 26 a.
 —, 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
- V. FABER, F. C., 1912. Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten.
 Annal. jard. bot. Buitenzorg, 25.
- FAMILLER, J., 1896. Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexual-
 organe. Flora, 82.
- FARR, C. H., 1916. Cytokinesis of the pollen-mother-cells of certain Dicotyledons. Mem. New
 York bot. Garden, 6.
 —, 1922. The meiotic cytokinesis of *Nelumbo*. Amer. Journ. of Bot., 9.
- FRYE, T. C., 1902. A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. Bot. Gaz., 36.
- FUNK, G., 1912. Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt
 der Umbelliferen. Diss. Giessen.
- GATES, R. R. u. REES, E. M., 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Ann.
 Bot., 35.
- GÄUMANN, E., 1919. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. Rec. Trav.
 bot. Neerl., 16.
- GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, M. L., 1893. Recherches morphologiques sur la famille des Umbelli-
 fères. Thèse. Paris.
- GIGER, E., 1913. *Linnaea borealis*, eine monographische Studie. Beih. bot. Centralbl. 20: 2.
- GLÜCK, H., 1919. Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena.
- GOEBEL, K., 1884. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. SCHENKS Handbuch
 der Botanik, III: 1. Breslau.
 —, 1898—1901. Organographie der Pflanzen. Jena.
 —, 1913. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. I, Allgemeine Organographie. Jena.
- GOHLKE, K., 1914. Die Brauchbarkeit der Serum-Diagnostik für den Nachweis zweifelhafter Ver-
 wandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche. Diss. Königsberg.
- GRAF, J., 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. Beih. bot. Centralbl. 38: 1.
- HABERLANDT, G., 1921 a. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Bot., 2.
 —, 1921 b. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*.
 Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
 —, 1921 c. Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischen Kompositen. Sitz-
 ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
 —, 1922. Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
- HÅKANSSON, A., 1921. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. Bot. Notiser.
- HALLIER, H., 1908. Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren
 Stammeltern der Kätzchenblütler. Beih. bot. Centralbl., 23: 2.
 —, 1912. L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre
 généalogique. Archives Néerlandaises, sér. III B, 1.
 —, 1918. Ueber Gärtner'sche und Arten unsicherer Stellung, einige Rubiaceen, Sapotaceen, Cor-
 naceen, und über versunkene Querverbindungen der Tropenländer. Rec. trav. bot. Néerl., 15.
 —, 1922. Beiträge zur Kenntnis der *Linaceae* (DC. 1819) DUMORT. Beih. bot. Centralbl., 39: 2.
- HARMS, H., 1894. *Araliaceae* in ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
 —, 1897. *Cornaceae* in ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
- HÄUSER, R., 1916. Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. Beitr. z. allg. Bot., 1.

- HAYATA, B., 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system. In *Icones Plantarum Formosanarum* X.
- HEGELMAIER, F., 1878. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen. Stuttgart.
- , 1885. Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. *Nova Acta Leop. Carol. Akad. der Naturf.* I.
- HERZFELD, STEPHANIE, 1922. *Ephedra campylopoda* MEY. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. *Denkschrift d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl.*, 98.
- HOAR, C. S., 1915. A comparison of the stem anatomy of the cohort *Umbelliflorae*. *Ann. Bot.*, 29.
- HOEFFGEN, F., 1922. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Columniferen-Astes der Dicotylen. *Bot. Archiv*, 1.
- HOFMEISTER, W., 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahrb. wiss. Bot.*, 1.
- HOLMGREN, J., 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. *K. Sv. Vet. Akad. Handl.* Bd. 59. N:o 7.
- HORNE, A. S., 1909. The structure and affinities of *Davidia involucrata*. *Transact. Linn. Soc.*, vol. 7 Bot.
- , 1914. A contribution to the study of the evolution of the flower, with the special reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae*. *Transact. Linn. Soc.*, vol. 8 Bot.
- HUSS, H. A., 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. *Beih. bot. Centralbl.*, 20: 1.
- JACOBSSON-STIASNY, EMMA, 1914. Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceen. *Sitz.-ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl.*, 123: I.
- , 1916. Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehn-kernigen Embryosäcken. *Sitz.-ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, 125: I.
- JEFFREY, E. CH., u. TORREY, R. E., 1921. Transitional herbaceous dicotyledons. *Ann. Bot.* 35.
- JOCHMANN, E. G., 1855. De umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. *Diss. Vratislaviae*.
- JÖNSSON, B., 1880. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. *Lunds Univ. Årsskr.*, 16.
- , 1881. Ytterligare bidrag till kändedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling. *Bot. Notiser*.
- IRMSCHER, E., 1922. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. *Studien zur genetischen Pflanzengeographie.* *Mitteil. Institut. f. allg. Botanik, Hamburg*, 5.
- ISHIKAWA, M., 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. Bot.*, 32.
- JUEL, H. O., 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. *Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsala. Ser. IV*, 1, 9.
- , 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. *Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsala. Ser. IV*, 2, 11.
- , 1915. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 59.
- , 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. *K. Sv. Vet. Akad. Handl.*, Bd. 58, N:o 5.
- JURICA, H. ST., 1922. A morphological study of the *Umbelliferae*. *Bot. Gaz.*, 74.
- KANDA, M., 1920. Field and laboratory studies of *Verbena*. *Bot. Gaz.*, 69.
- KAYSER, G., 1891. Über das Verhältnis der Integumente der Samenanlagen zu der Samendecke der reifen Samen. *Ber. pharm. Ges.*, 1.
- , 1893. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 25.
- KNUTH, P., 1898. *Handbuch der Blütenbiologie.* Leipzig.
- KOHZ, K., 1923. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Rosales-Astes der Dicotylen. *Bot. Archiv*, 3.
- KRATZER, J., 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. *Flora*, 110.
- KRONFELD, M., 1892. Über Anthokyanblüten von *Daucus carota*. *Bot. Centralbl.*, 49, S. 11—12.
- LAGERBERG, T., 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. *K. Sv. Vet. Akad. Handl.*, Bd. 44, N:o 4.

- LLOYD, F. E., 1899. The comparative embryology of the *Rubiaceae* pt. 1. Mem. Torrey bot. Club., 8.
 —, 1902. The comparative embryology of the *Rubiaceae* pt. 2. Mem. Torrey bot. Club., 8.
- LONGO, B., 1909. La partenocarpia nel *Diospyros virginiana* L. Rendic. R. Accad. dei Lincei, Roma, 18, 2° sem.
- LÖTSCHER, P. K., 1905. Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora, 94.
- MAGNUS, W., 1913. Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora, 105.
- MARTEL, E., 1905 a. Note sur l'anatomie de la fleur des Ombellifères. Journ. de Bot., 19.
 —, 1905 b. Contribuzione all'anatomia de fiore delle ombrellifere. Memorie d. R. Accad. d. sc. di Torino. Ser. II, t. 55.
- MERREL, W. D., 1900. A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., 29.
- MEZ, C., 1887. Beiträge zur Kenntnis des Umbelliferen-Embryos. Verh. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 29.
- MODILEWSKI, J., 1908. Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*. Ber. d. D. bot. Ges., 26 a.
 —, 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. Ber. d. D. bot. Ges., 27.
 —, 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot. Ges., 28.
 —, 1911. Über die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot. Ges., 29.
- MOELLER, J., 1892. Das Pulver der Umbelliferen-Früchte. Pharmazeutische Post. (Nach Referat in Bot. Centralbl. 51).
- MORSE, W. C., 1907. Contribution to the life history of *Cornus florida*. Ohio Nat., 8.
- MURBECK, Sv., 1902. Über Anomalien im Baue des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskrift., Bd. 38, Afd. 2, Nr. 2.
 —, 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 12, Nr. 6.
- NAWASCHIN, S., 1909. Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Österr. bot. Zeitschr., 59.
 — u. FINN, V., 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg, t. 31, Nr. 9.
- NESTEL, A., 1905. Beiträge zur Kenntnis der Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. Diss. Zürich.
- VAN NOENEN, F., 1895. Die Anatomie der Umbelliferenachse in ihrer Beziehung zum System. Diss. Erlangen.
- NYMAN, C. F., 1878–82. Conspectus florae europaeae. Örebro.
- OVERTON, J. H., 1904. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. D. bot. Ges., 22.
- PALM, B., 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Akad. Abh. Stockholm.
 —, 1922 a. The embryosac of *Vitadina*. Ann. Jard. bot. du Buitenzorg, 32.
 —, 1922 b. Zaadvorming en zaadsteriliteit in Deli-tabak. Bull. van het Deli Proefstation, Medan—Sumatra, 16.
 — u. RUTGERS, A. A. L., 1917. The embryology of *Aucuba japonica*. Rec. trav. bot. néerl., 14.
- PAYER, J.-B., 1853. Organogenie des familles: Ombellifères. Ann. Sc. Nat., sér. III, Bot., 20.
- PÉCHOUTRE, F., 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. Sc. Nat. sér. VIII Bot., 16.
- PENZIG, O., 1921. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl.
- PETER, J., 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. COHNS Beitr. z. Biolog. d. Pfl., 14.
- PETERSEN, H. E., 1914. Indledende Studier over Polymorphien hos *Anthriscus silvestris* (L.) HOFFM. Diss. Kjøbenhavn.
 —, 1921. Nogle Studier over *Pimpinella saxifraga* L. Bot. Tidskr., 37.
- PIERPAOLI, IRMA, 1917. Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla «*Putoria calabrica*» PERS. Annali di Botanica, 14.
- PIGOTT, ELIZABETH M., 1915. Notes on *Nothopanax arboreum*, with some reference to the development of the gametophytes. Transact. a. Proceed. New Zealand Instit., 47.
- RENNER, O., 1915. Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, 107.

- RENNER, O., 1921. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., 13.
- ROSENBERG, O., 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr., 28.
- SAKAMURA, T., 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univers. Tokyo, Vol. 39. Art. 11.
- SAMUELS, J. A., 1912. Etudes sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. Archiv f. Zellforsch., 8.
- SAMUELSSON, G., 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Svensk bot. Tidskr., 7.
- SARGANT, ETHEL, 1904. The evolution of monocotyledons. Bot. Gaz., 37.
- SAX, K., 1916. Fertilization in *Fritillaria pudica*. Bull. Torrey bot. Club, 43.
- , 1918. The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics, 3.
- SAXTON, W. T., 1910. The ovule of the *Bruniaceae*. Transact. roy. Soc. South Africa, 2.
- SCHMID, E., 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. bot. Centralbl., 20: 1.
- SCHNARF, K., 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, 94.
- , 1919. Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 128.
- , 1922. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. III. Zur Samenentwicklung einiger *Viola*-Bastarde. Österr. bot. Zeitschr., 71.
- SCHUMANN, K., 1890. Neuen Untersuchungen über den Blütenanschluss.
- SCHÜRHOFF, P., 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. d. D. bot. Ges., 37.
- , 1921. Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*. Ber. d. D. bot. Ges., 39.
- SCHWARZENBACH, F., 1922. Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) CRANTZ unter der Annahme eines hybriden Ursprungs der Art. Flora, 115.
- SERVETTAZ, C., 1909. Monographie des Eléagnacées. Beih. bot. Centralbl., 25: 2.
- SHARP, L. W., 1921. An introduction to cytology. New-York.
- SHATTUCK, CH. H., 1905. A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gaz., 40.
- SIELER, T., 1870. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Blütenstandes und der Blüte bei den Umbelliferen. Bot. Zeit., 28.
- SINNOTT, E. W. u. BAILEY, S. W., 1914. Investigations on the phylogeny of angiosperms: No. 4. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 28.
- u. —, 1922. The significance of the »foliar rays» in the evolution of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 36.
- SMALL, J., 1919. The origin and development of the *Compositae*. XII, Miscellaneous topics. New Phytol., 18.
- SOLTWEDEL, F., 1881. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kernteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 15.
- SOUÈGES, R., 1910. Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France, 57.
- , 1914. Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France, 61.
- , 1922. Recherches sur l'embryogénie des Solanacées (suite). Bull. Soc. bot. France, 69.
- SPELICH, A., 1919. Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus unregelmässig übergehender Faktor. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 128.
- STEPHENS, E. L., 1910. The embryosac and embryo of certain Penaeaceae. Ann. Bot., 23.
- STOLT, K. A. H., 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 61, Nr. 14.
- STRASBURGER, E., 1884. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.
- , 1910. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. wiss. Bot., 47.
- STYGER, J., 1919. Beiträge zur Anatomie der Umbelliferenfrüchte. Schweiz. Apoth. Zeitg., 57.
- (Zitiert nach Bot. Abstracts, 3. Entries 1697, 1698).

- SUESSENGUTH, K., 1921. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Beih. bot. Centralbl. 38: 2.
- SVENSSON, H., 1922. Embryologien hos *Lycopsis arvensis* L. (Vortrag). Sv. bot. Tidskr., 16. S. 137—8.
- TÄCKHOLM, G., 1915. Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Sv. bot. Tidskr., 9.
- , 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, 7.
- TAHARA, M., 1921. Cytologische Studien an einigen Kompositen. Journ. Coll. of Science. Imp. Univ. Tokyo, vol. 43, Art. 7.
- TANFANI, E., 1888. Nota preliminare sul frutto e sul seme delle Apiacee. Nuove giorn. bot. ital., 20.
- , 1891. Morfologia ed istologia del frutto e del seme delle Apiacee. Nuove giorn. bot. ital., 23.
- VAN TIEGHEM, PH., 1891. Traité de Botanique. 2^e ed. Paris.
- , 1898. Structures de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. Journ. Bot., 12.
- , 1901 a. L'hypostase, sa structure et son rôle constant, sa position et sa forme variable. Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris, 7.
- , 1901 b. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. Ann. Sc. Nat., sér. VIII, Bot., t. 14.
- , 1903. Sur l'hypostase. Ann. Sc. Nat., sér. VIII, Bot., t. 17.
- TISCHLER, G., 1912. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Jahrb. f. wiss. Bot., 52.
- , 1921—22. Allgemeine Pflanzenkaryologie. K. LINSBAUER: Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. II. Berlin.
- VANDENDRIES, R., 1909. Contribution à l'étude du développement des Crucifères. I., La Cellule, 25.
- , 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II. L'archésporium dans le genre *Cardamine*. La Cellule, 28.
- VIGUIER, R., 1906. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Ann. Sc. Nat., sér. IX, Bot., 4.
- VODA, G., 1912. Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen einiger pharmakognostisch wichtiger Pflanzen. Diss. Bern.
- WANGERIN, W., 1906. Die Umgrenzung und Gliederung der Familie der *Cornaceae*. ENGLERS bot. Jahrb., 38. Beibl. 86.
- , 1910. *Cornaceae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. ENGLER, 4: 229 (41. Heft).
- WARMING, E., 1913. Observations sur la valeur systématique de l'ovule. Mindeskrift for JAPETUS STEENSTRUP. København.
- WENIGER, WANDA, 1917. Development of embryo sac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*. Bot. Gaz., 63.
- WERNER, ELISABETH, 1915. Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beih. bot. Centralbl., 32: 1.
- WERNHAM, H. F., 1912. Floral Evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons. New Phytologist, 11.
- V. WETTSTEIN, R., 1911. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien.
- WINGE, Ø., 1917. Studier over Planterigets Chromosomal og Chromosomernas Betydning. Diss. København.
- VAN WISELINGH, C., 1918. Bijdragen tot de kennis van de zaadhut. Tweede bijdrage. Pharm. Weekbl. voor Nederland, 55 (Zit. nach J. P. VAN DER MAREL: La perméabilité sélective du tégument seminal. S. 266. Rec. trav. bot. néerl., 16, 1919.).
- WOLF, H., 1910. *Umbelliferae—Apioidae—Bupleurum, Trinia* et reliquae *Ammineae heteroclitae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. ENGLER. 4: 228 (43. Heft).
- , 1913. *Umbelliferae—Saniculoideae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. ENGLER. 4: 228 (61. Heft).

Inhalt.

| | Seite |
|--|-------|
| Einleitung | 3 |
| Die Entwicklung der Staubblätter | 7 |
| Samenentwicklung | 9 |
| Hydrocotyleae—Hydrocotylinae | 9 |
| Mulineae—Bowlesiinae | 20 |
| Saniculeae | 24 |
| Scandicineae—Scandicinae | 30 |
| Scandicineae—Caucalinae | 41 |
| Coriandreae | 43 |
| Smyrnieae | 46 |
| Ammineae—Carinae | 49 |
| Ammineae—Seselinae | 63 |
| Peucedaneae—Angelicinae | 73 |
| Peucedaneae—Ferulinae | 77 |
| Peucedaneae—Tordyliinae | 81 |
| Laserpitieae—Silerinae | 82 |
| Laserpitieae—Elaeoselinae | 82 |
| Laserpitieae—Thapsiinae | 82 |
| Dauceae | 84 |
| Anhang | 84 |
| Allgemeiner Teil | 86 |
| Zusammenfassung der Samenentwicklung | 86 |
| Die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Umbelliferengattungen | 99 |
| Die systematische Stellung der Umbelliferen | 105 |
| Zitierte Literatur | 113 |
| Tafelerklärung | 120 |

Verzeichnis der untersuchten Gattungen.

| | | | |
|-----------------|------------------|------------------|-------------------|
| Actinotus 84 | Carum 55 | Hydrocotyle 9 | Physocanlis 36 |
| Aegopodium 60 | Chaerophyllum 30 | Lagoecia 85 | Physospermum 47 |
| Aethusa 67 | Cicuta 52 | Laserpitium 82 | Pimpinella 60 |
| Ammi 53 | Conium 48 | Levisticum 74 | Portenschlagia 71 |
| Anethum 63 | Coriandrum 43 | Lophosciadium 78 | Sanicula 29 |
| Angelica 73 | Cryptotaenia 53 | Melanoselinum 84 | Scandix 37 |
| Anthriscus 34 | Daucus 84 | Meum 72 | Seseli 67 |
| Apium 53 | Didiscus 15 | Molopospermum 38 | Silaus 72 |
| Archangelica 74 | Drusa 20 | Myrrhis 36 | Siler 82 |
| Astrantia 24 | Elaeoselinum 82 | Oenanthe 69 | Sium 61 |
| Athamanta 71 | Eryngium 28 | Opopanax 78 | Smyrniun 46 |
| Bifora 45 | Ferula 78 | Orlaya 42 | Torilis 41 |
| Bowlesia 85 | Ferulago 78 | Pastinaca 80 | Xanthosia 84 |
| Bupleurum 49 | Foeniculum 66 | Petroselinum 52 | Zozimia 81 |
| Capnophyllum 77 | Heracleum 81 | Peucedanum 79 | |

Tafelerklärung.

a Torilis nodosa. Oberteil von älterem Samen. Embryo mit langen Keimblättern und Plumula, Endosperm gefüllt mit Reservestoffen. $\times 80$.

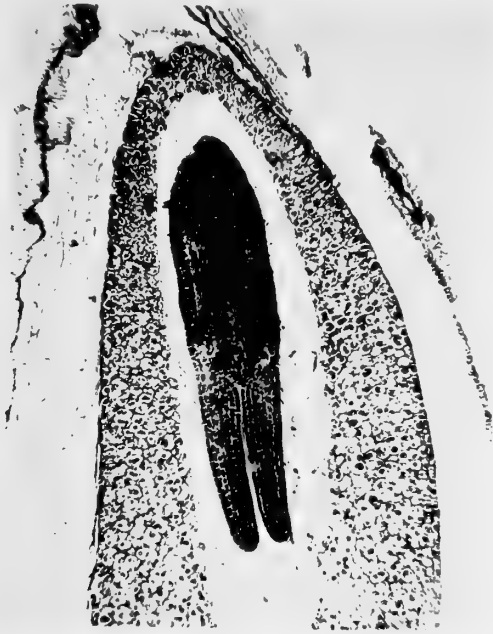
b Ammi majus. Merikarp. Vom Integument (ausser auf der Rapheseite) ist nur die äusserste Schicht übrig. Palissadenzellen des Endokarps sichtbar. Degenerationsendosperm, und am oberen Ende Adventivembryo. $\times 125$.

c Carum carvi. Teil einer Samenanlage. Das Endosperm wächst in einer Falte auf der Dorsalseite der Samenanlage unterhalb der Chalaza. In dieser ist die Hypostase sichtbar, ausserdem zwei noch persistierende Antipoden. $\times 130$.

d Carum carvi. Der Endosperm wächst in die zentrale Vakuole hinein und füllt sie an. Auf der Rapheseite ist Endosperm reichlicher vorhanden. $\times 130$.

e Pimpinella saxifraga. Merikarp. Das Endosperm wächst in die zentrale Vakuole hinein. Die Chalaza liegt mitten auf der Rapheseite der Samenanlage. Dasselbst eine Sammlung plasmareicher Endospermzellen. Der Gefässstrang ist sichtbar. $\times 100$.

(O. Mattsson, foto.)



a



c



d



b



e

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 8.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 8.

SVERIGE OCH DESS INBYGGARE FÖRE DEN HISTORISKA TIDEN

FÖRELASNINGAR HÅLLNA I STOCKHOLM I MAJ 1847

AV

SVEN NILSSON

UTGIVNA PÅ UPPDRAG AV KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPET
I SAMBAND MED DESS 150-ARSJUBILEUM

AV

BERT MÖLLER



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

LUND
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI
1923

I sin inledning till andra upplagan av *Däggdjursfaunan*, vars företal är daterat oktober 1847, utlovar S. NILSSON att i ett arbete om *Sverige och dess inbyggare före den historiska tiden* utförligare framlägga sina åsikter om bl. a. den Skandinaviska halvöns geologiska förhållanden. Ännu ett halvt århundrade därefter måste hans minustecknare i vetenskapsakademien konstatera, att detta löfte aldrig blivit infriat — med beklagande, »ty hans åskådning var i viktiga punkter före sin tid». Då arbetet nu överlämnas åt trycket i samband med den fest, varigenom Fysiografiska sällskapet firar 150-årsminnet av sin tillvaro, har vetenskapen naturligtvis i mycket hunnit förbi häri utvecklade ståndpunkter. Men särskilt med hänsyn till förf:s banbrytande betydelse inom såväl geologien och djurgeografien som arkeologien, liksom till de i detta arbete framlagda åsikternas framsynthet, är det förvisso motiverat att sent omsider framlägga för offentligheten detta alster av en forskargärning som hör till de stoltaste inom Sällskapet. Därmed tages också första steget till utnyttjande av S. NILSSONS omfattande litterära kvarlåtenskap, som genom en storartad donation av hans efterkommande överlämnats till Lunds universitetsbibliotek.

Arbetet utgöres av populärvetenskapliga föreläsningar hållna i Stockholm under maj 1847. Till belysning av dess tillkomsthistoria må endast anföras, att bildnings- och uppfostringsfrågor på 1840-talet intogo ett lika stort rum i det allmänna intresset som i våra dagar. Allt sedan den »stora» skolkommissionen på 1820-talet hade de stått på dagordningen. Datum för folkskolestadgan, 1842, är redan ganska mycket sägande. Bildningsfrågorna sammanknötos dessutom dels med de liberala rörelser, som under dessa år främst inriktades på representationsrätt åt nya samhällsklasser, dels med den allt starkare kring sig gripande nykterhetsrörelsen, vars främste kämpe P. WIESELGREEN även var en nitisk främjare av de »bildningscirklar», som vid denna tid uppstodo som en föregångare till våra dagars arbetareföreläsningar och studiecirklar. Inom Svenska sällskapet för nykterhet och folkuppfostran fingo dessa båda intressen stöd av ett stort antal framstående personer, och den av sällskapet startade »Läsning för folket» hade i sin redaktion samlat så lysande namn som BERZELIUS'.

Både det nämnda sällskapet och bildningscirkarne hade en ivrig befordrare i den ännu vid denna tid såsom liberal hälsade konungen OSKAR I. Konungen sökte även sprida sitt bildningsintresse bland samhällets högre kretsar, och enligt vad

G. VON DÜBEN upplyser i sin levnadsteckning över P. F. WAHLBERG var det på anmodan av OSKAR I som professorerna, astronomen SELANDER och botanikern WAHLBERG, våren 1846 höllo sina för la haute volée avsedda föreläsningsserier. Idén hade glänsande framgång, åhörarne fyllde salen, De la Croix's salong vid Brunkebergstorg, till sista plats och tidningarne refererade föredragen utförligt och sympatiskt. En liten skorrande ton ljuder från Aftonbladet, där en insändare (i nr. 71 1846) klagar över de höga biljettpriserna, 10 kr. för båda serierna. Möjligen var W. på grund av sin konservativa verksamhet inom prästeståndet icke persona grata på detta håll; i en redaktionell efterskrift till insändaren framhölls det dock såsom »ett föremål för tillfredsställelse, att den delen af hufvudstadens umgängeskretsar, som anses tongifvande i allt annat, äfven börjat gifva exemplet i detta fall och visa smak för mera upphöjda tidsfördrif, hvilket är en ingalunda likgiltig omständighet».

Framgången manade till efterföljd på den inslagna vägen. Till våren 1847 planerades föredrag av dels ATTERBOM, dels SV. LOVÉN. Och A. RETZIUS, S. NILSSONS goda vän, fann det ur olika synpunkter önskligt, att den lundensiska vetenskapens mest lysande namn vid denna tid även skulle vara representerat. Första gången han framkastar tanken är i ett brev av den 12 jan. 1847: »Lovén skall läsa Geologie i La Croix salong i vinter. Skulle vi ej kunna få höra en cours af Dig om våra urinvägar. Atterbom har redan 600 subscribenter till sina föreläsningar à 5 R. B:co hvar person».

Under den följande våren kom brevväxlingen mellan de båda vännerna att huvudsakligen röra sig om detta ämne. S. NILSSONS egna brev finnas tyvärr icke längre i behåll, men i RETZII får man icke endast en klar bild av hur han energiskt arbetat för saken, av förhandlingarnas förlopp och planens slutliga mognad, utan de avspeglar också på ett så karakteristiskt sätt S. NILSSONS lynne och sätt att reagera i frågor som rörde honom som vetenskapsman, att det kan vara lämpligt anföra dem här med uteslutande endast av några få punkter, som beröra icke hit hörande förhållanden. RETZIUS skriver:

[2 februari 1847].

Angående de ifragavarande föreläsningarna, så kunna de för i år ej komma ifråga, men låt oss hålla den saken i beredskap. Tillgången på talenter i sådan väg är mer än knapp och jag vet intet ämne mer passande. Hvarför ännu ingenting kan vidgöras är att Atterbom som hitkom veckan efter Jul och har upburit biljettavgifter à 5 Rd. B:co p. st. för nära 500 Billetter dag efter dag uppskjutit att börja. Vi gå nu med våra billetter sedan 3 veckor på fickan. Mannen har ej beräknat sina krafter. Han har allt färdigt utom courage och helsa. Han lär lidas af njursten, och ej desstomindre har han varit på Calaser. Vi gå nu och vänta och vänta. I maji reser la haute volée bort, och hofvet lika så. — På grund af dessa förhållanden äro Lovéns föredrag redan för i år contramanderade. — Det kommer sål. nu därpå an huru sakerna kunna ordnas för nästa — äfvensom för 1839 [!]. Det synes mig vara af vigt att vi få höra en talent från Lund, så snart vi hört en fr. Upsala. — Du är från förra stället den enda som kan lyckas — inkomsten är ganska god. Lovén har gjort sig stora kostnader, hans ritningar äro redan färdiga 30 à 40 colossala plancher, hvita på svart botten af 3 alnars höjd. När tiden kommer så blir du nog besvärad med en inbjudning så lång tid förut att Du kan arrangera dig. — Det är af stor vigt för allmänbildningen att dessa föreläsningar vidmagt-

hållas på ett honorabelt sätt. De inverka mycket på stämningen i de högre circlarna för bildningen. Kgn intresserar sig mycket för dem. — — — — —

[21 februari 1847.]

Jag har dröjt med besvarandet af Ditt vänskapsfulla bref af d. 8 his, i anseende till ovissheten om Atterboms föreläsningar. Först i går erhöj jag visshet, att hans hälsa är så svag att Läkaren förklarar honom ej böra våga sig fram. Tänk dig käre Bror 500 Biljetter voro redan sålde i Januari månad, för 5 Rd. B:co stycket; säger 2500 Rd. B:co och kanske hade lika många lösa biljetter åtgatt. Allt detta återgår och mannen reser hem tomhändt, det var ett hårdt öde. — Emellertid när Atterb. återgång var gifven, så ålade mig Baron Berzelius, som omfattat förslaget om Dina förel. med entusiasm, att å hans vägnar anmäla saken hos Kungen. Jag vände mig sålunda till min gamle vän Thelning, och fick af honom närlagge biljett. Att K. omfattat saken med intresse sluter jag deraf, att jag fick svaret inom en timma, då efter aftal, jag först skulle haft det tisdags morgon. Du ser i Thelnings bref, att Kungen önskar, att Du må komma snart. Hofvet lemnar Stockholm d. 15 Maji. La Croix salong är den enda som passar. Den kostar 50 Rd. för hvarje seance. Utan betalda biljetter går ej an att läsa, emedan annars icke la haute volé infinner sig — utan salongen blir öfverlastad af mobb. Var obekymrad om den inkomst Du kan draga! Besvårar den dig, så kan Du lätt göra Dig af med den. Du kan till en början köpa Blainvilles Ostéographie. Du kan disponera bort hvad Du vill om Du så tycker för din vetenskap. Vi se i detta sätt att honorera vetenskapsmän ett nytt tidevarf. Vi hoppas, att alla bildade städer skola skaffa sig dylika föreläs., och att häraf en god inkomstkälla för de högre vetenskapliga talenterna må kunna beredas, som bli rättvisare fördelad än genom vanliga Befordrings vägen. Det är på detta sätt vetenskaperna göras fruktbare i England, Frankrike och America. Jag nämnde att Du endast hade föreslagit 3 föreläs. Kunna de blifva flera, så mycket bättre. Om Du utfäster dig till 3, så kan Du, om Du vill, gifva 1 eller 2 seancer på köpet — så gjorde både Selander och Wahlberg.

Många helsningar fr. Baron Berzelius och Lovén. Den sednare kan ej komma fram i år emedan han nu ej hinner få sina plancher färdige. Käre Bror tag nu med dig allt hvad du kan, som tjenar till sakens uplysning.

Du gör bäst i att bo på nya Kungsholmsbrogatan. Mer än en seance i veckan kan Du ej få, och den på högst 2 timmar fr. $\frac{1}{2}$ 6— $\frac{1}{2}$ 8. När Du kommer upp, så får Du öfverlägga vidare med H. M. sjelf. Än engång välkommen upp, jag är säker att vi blifva alla belättna.

[5 mars 1847.]

Mycken tack för Ditt vänskapsfulla bref af d. 2:de hujus som jag blott har några ögonblick att besvara. Jag får dervid uplysa att det uttryck Du i det nedsända brefvet omnämmer neml. ordet "anbud" grundar sig på felskrifning eller missförstånd, troligen tillkommit i brådskan. Min Und. framställning gjordes på grund af uppdrag från Baron Berzelius och föröfrigt i full öfverensstämmelse med Ditt bref. Sål. icke som om Du ernade hålla några off[entliga] F[öreläsningar] i Lacroix Salong. Men väl som Du sjelf sagt för några vet. vänner eller i någondera Akadem. — Men B. B. föreslog den andra utvägen och updrog mig att anmäla detta hos H. M. och sedan H. M. yttrat sitt bifall till B. B. förslag, så anses det som en N. kallelse. — Vidare ber jag få uplysa dig att endast en seance i veckan kan äga rum, emedan mer än en afton ej är disponibel; för spectakler, stora soirées, &c. &c. — Sålunda endast 4 aftnar i April och möjligen 2 i Maji. Jag kan ej på stående fot besvara Din önskan om Compagnieskap — är det mig möjligt så ingår jag gerna deri. — Men jag ser ej att det kan passa väl i stycke, emedan det jag kan hafva att säga, synes fullt tillhöra Ditt föredrag. Kom äfven ihog

att en afton kan rendera 700 a 800 Rd. om allt går väl och fast Du nu tyckes försmå pengarne, så tror jag att det ej är rätt. Jag vill för öfrigt gå Dig tillhanda med allt hvad jag kan om Du önskar. Då Du har en hel vecka att bereda dig på 1 1/2 timmas lection, så synes mig ej att Du behöfver bereda dig före Din afresa. Du har ju permission för terminen — gör hvad Du kan för att komma snart, så att K. ej blir mankerad — öppet vatten få vi ej före slutet af april eller början af Maji. — Gå ej för mycket in i Geologien eftersom den är redan bestäld för Lovén till nästa vinter. — —

[11 mars 1847.]

Jag hade i går förfrågan från H. M. när Du vore att förvänta och jag kunde derpå ej lemna något bestämdt svar. Den kommer väl snart åter. K. Br. laga dig snart i ordning. Accord skall träffas om local, annonser, listor &c. gå förut. Föregångarne hafva begagnat stora contourritningar på Carduspapper i samma styl som tapeter. — Var nu ej inquiet — saken är helt enkel. — — — — —

[17 mars 1847.]

På grund af din ärade skrifvelse af d. 9 hujus skall jag anmäla att Du kommer upp med den ångbåt som afgår fr. Lübeck d. 15 April. — Men jag får fästa Din upmärksamhet ånyo på de arrangementer och förhållanden jag förut anfört. 1:o Om Du ej tar betalt, så komma ej de Kungeliga eller la haute volée dit. Salen kostar 50 Rd. för hvarje seance. Din resa kostar &c. För att vara beteckat för kostnaderna får Du taga något. Kostar biljetten för lite så gå ej bättre folk dit &c. Du får sålunda följa den gifna ritualen som grundar sig på erfarenhet om det bästa. Härför är nödigt att listor till anteckning utgifvas 1 månad förut eller 3 veckor — Salen skall hyras för torsdag [?] &c. utan allt detta blir saken ej redig — tänk på allt detta, äfvensom att hofvet afreser i medio af maji. Ursäkta brådskan. — — — — —

[P. S.] Lovén kommer nästa år att behandla Geologien i sin helhet. Han är grundlig Geolog — har studerat geologien hos Leonhard och Bronn; äfvensom hos Beaumont och Buckland i ordentl. courser, men jag tror väl att han föga får tid att beh[andla] Sverges geologie. Du gjorde väl om Du skrefve till Lovén, som känner dessa föreläsningförhållande och confererar mundtligen om dem med Kungen. Lovén intresserar sig för dina föreläsningar.

[19 mars 1847.]

Som Du redan känner att Prof. Atterbom af sjukdom blifvit hindrad att hålla de tillernade föreläsningarna denna vår, och man gerna önskar att få höra några andra i dessas ställe, så hafva tankarne blifvit ledde åt dig. Efter ett samtal med Baron Berzelius härom, updrog han mig, att föreslå någonting i den vägen för H. M. Som jag ej hade tillfälle att begära direct audiens, så anmälte jag Baron B. förslag genom MedicinalRådet Thelning, som åter fördrog saken för K. — H. M. behagade uptaga förslaget med största fägnad och updrog Med. R. Thelning, att genom mig underrätta dig, det H. M. med största välbehag såge, att Du komme upp ju förr dess heldre och hölle en liten serie föredrag i La Croix salong. H. M. ville sjelf åhöra desamma. Du kan naturligtvis ej taga detta såsom en officiel befallning, men å andra sidan är jag viss, att du icke låter några obetydliga hinder afhålla dig från att ingå i denna entrepris. Du gör H. M. dermed ett serdeles nöje, så mycket mer, som högst densamme, i dessa föredrag, ser ett medel, att sprida kärlek för Vetenskaperna hos de högre samhällsclasserne, och att dymedelst salskapstonen må förädlas. För din egen del hoppas jag, att du ser ett tillfälle, att hedra det läroverk bland hvars seniorer du utgör en så utmärkt prydnad. Om du således för någon del kan, så kom i Påsk.

Baron Berzelius, Sundevall och Lovén be hälsa.

[21 mars 1847.]

Jag har nu ytterl. talt med T. om den andra saken. — Vid närmare eftertanke, fann han sig ej kunna skriva utan H. M. serskilta befallning — som det tycktes genera honom att förbereda en sådan, så insisterade jag ej derpå, häst jag tycker att ett bref från mig kan göra samma verkan. Th. nämnde att då ärendet föredrogs så var H. K. H. Canzl. närvarande, och förklarade sig likaledes högst belåten med förslaget.

[15 april 1847.]

Jag beklagar högeligen att du har sjukdom och sorg i huset — jag har sjelf varit sängliggande nära 14 dagar af frossan och en mycket svår angina, samt är ännu ej så återställd att jag kan gå ut.

Jag har alldeles glömt att svara dig på din förfrågan om O'Connors cranium. Jag meddelar dig härom hvad Doctor Wilde skrivit i ett bref till mig dat. d. 14 mars 1841.

“I possess the skull of Alexander O'Connor, the last descendant of the Irish Kings, which is similarly shaped (elongated). This race was probably Celtic, I conceive to have been the earliest settlers in the North of Europe and Ireland.”

Han anser den sålunda för Celtisk, om han deri har rätt, är svårt att säga, troligt är det — men Irland besöktes tidigt afven af norrman. Skada att Wilde råkat i den villfarelsen att de långa skullarne äro äldre än de runda!

Välkommen snart upp. Cand. Wahlgren och jag sända dig i morgon med paketposten en tulubb, blå, ny, som kostar B:co Rd. 66: 32; hvad frakten kostar vet jag ännu ej. Jag tror du skall bli nöjd med den. — — — — —

Välkommen snart hit Din tillg. vän.

Då det sålunda slutligen blivit bestämt, att S. NILSSON skulle hålla dessa föreläsningar, reste han, efter att ha erhållit befrielse från sin undervisningsskyldighet, i kyligt vinterväder med snö och is upp till Stockholm, dit han ankom den 1 maj. I tidningarna infördes annonser, att föreläsningarna skulle börja torsdagen den 6 maj kl. 6 e. m. i De la Croix' salong. Anteckningslistor hade utlagts hos bokhandlarne, Bagge, Fritze, Deleen & C:o och Bonnier. Tydligt hade S. NILSSON satt abonnemangsvgiften så lågt som han vågat efter alla RETZII förmaningar härom; för de beräknade och utlovade fem föreläsningarna utgjorde den 2 Rdr 32 sk. b:ko. Inträdeskort till enstaka föreläsningar såldes dessutom à 1 Rdr b:ko.

Planen för föreläsningarna utvecklades närmare i ett prospekt, som lästes t. ex. bland notiserna i Aftonbladet för den 4 maj:

Enligt uppgjord prospekt å de föreläsningar, som hr professor Nilsson kommer att hålla i hr de la Croix's salong, lära ämnena blifva följande:

1:o En blick på skandinaviska halföns nuvarande fysiska beskaffenhet; regioner för vexter och djur; snölinien; glaciererna.

2:o De småningom skeende rörelserna i jordytan: de norra trakternas höjning, de södras sänkning; submarina torfmossar. Torfmossarnes tillkomstsätt; jemförelse mellan torfmossar och stenkolslager.

3:o Spår efter flera föregående höjningar och sänkningar i en och samma trakt af landet.

4:o Rullstensperioden; dess sannolika orsak. Landets utseende efter dess slut. Landets Fauna och klimat näst före rullstensperioden.

5:o Huru och hvarifrån det härjade landet småningom försågs med sin nuvarande Flora och Fauna.

6:o Menniskans uppträdande, och under hvilka förhållanden det skedde. En partiell öfversvämning i södra Sverige.

7:o Invandringar af flere stammar med olika bildning.

8:o Odinska invandringen till Mälardalen. Bokstafsspråk. Historiens början.

Som det lär vara hr professorns afsigt, att afsluta dessa föreläsningar före Pingst, så komma tvenne att hållas i hvardera af de båda nästföljande veckorna.

Det valda ämnet, i sig själv naturligtvis mycket lockande och lämpligt för populära föredrag, gav S. NILSSON tillfälle att framlägga resultat av sina forskningar på några av de fält, där han gjort sina största vetenskapliga insatser. Geologien fick kanske ett förhållandevis stort utrymme; uteslutet är dock inte, att S. NILSSON härvid handlat med en bestämd avsikt att verka som pionjär för denna vetenskap bland en större allmänhet. I sina geologiska föreläsningar vårterminen 1852 faller han några yttranden, färgade av hans stridbara kynne, vilkas tankegång nog inte varit honom främmande redan då han fem år tidigare i Stockholm behandlade samma ämne. Geologien är, säger han (den 3 februari 1852), helt och hållet en erfarenhetsvetenskap.

Den grundar sig på iakttagelser och från dem härledda förnuftiga slutsatser. Men mängden, som ej har förmåga eller vilja att anställa de ofta mödosamma iakttagelserna och ändå vill bedömma slutsatserna, dömmar obilligt och vrängsint och utgifver den för att blott vara en kedja af idel hypoteser och lösa gissningar. Det synes i sanning vara eget nog att en vetenskap som af nutidens mest praktiska nationer Engelsmännen och Amerikanerna omfattas med det största intresse och hvilken alla andra bildade nationer tillagnat sig och för hvars vidare utveckling samtidens största geologer gjort besök i vår Skandin. Nord, af oss sjelfva så ringa aktas, att ingen enda röst höjt sig vid våra Riksdagar för att deri få inrättad en lärostol vid våra Universitet. Det är just för att efter förmåga bibringa någon riktig kunskap om detta viktiga ämne, som jag företagit mig att under en serie af föreläsningar afhandla grunderna derföre. Denna vetenskap har redan intagit ett så utmärkt rum bland ämnena i den Europeiska kulturen, att ingen bildad Man nu mera kan helt och hållet vara den förutan.

De i Stockholm avhandlade ämnena hade för övrigt just då delvis stor aktualitet för S. NILSSON. Sedan ganska länge var han sysselsatt med förberedelserna till andra upplagan av sin däggdjursfauna, och i sin dagbok har han mellan anteckningar för den 1 och 5 oktober 1846 på elva sidor ett första utkast »Till inledningen». Vårterminen 1847 hade han föreläst över geologi och därvid särskilt berört de frågor, som han delvis i mer eller mindre ordagrant samma form tar upp i sina tre första Stockholmsföreläsningar. Anteckningarna till vårterminens föreläsningar ha för den, som vill närmare studera S. NILSSONS ståndpunkt i dessa frågor, även värde därigenom, att han i dem i ganska stor utsträckning citerar den litteratur han använt vid deras utarbetande.

Detta vårterminens föreläsningshäfte innehåller även några promemorior för Stockholmsföreläsningarna, bl. a. en i vilken han tydligen sökt för sig själv och andra klargöra syftemålet med dem. Det skall vara hans »sträfvan att göra framställningen: på en gång vetenskapligt sann och populärt begriplig». Och uppenbarligen med tanke just på de geologiska kapitlen finner han sig ha att bjuda »åtskilligt nytt (så vidt jag vet), åtskilligt förr känt men här styrkt genom nya er-

farenhetsrön . . . Alla hittills framlagda förklaringar äfven de sednaste (af Murchison) öfver förändringar Skand:s yta undergått, äro för mig oantagliga, ty de motsägas af åtskilliga fenomen».

Såsom framgår av flera ställen i det följande ha föreläsningarna varit illustrerade dels med teckningar, dels med demonstration av antropologiskt och arkeologiskt material. Utom den å sid. 21 reproducerade kartskissen och diagrammet å sid. 33 innehåller manuskriptet några summariska skisser, tydligen ämnade att bättre utföras å tavla eller plansch. Emellertid äro de dels svåra att reproducera (blyerts-teckning öfver den skrivna texten), dels så betydelselösa för uppfattningen av framställningen, att det här må vara tillräckligt att i största korthet ange, var de äro att finna (sidhänvisningarna hänföra sig till trycket).

Sid. 2 r. 35: två varandra korsande linjer angivande fjällryggens och bergåsarnas riktning NW—SO och NO—SW.

Sid. 12 r. 4: en bergstopp med olika snölinjer vid olika höjd på havsytan.

Sid. 22 r. 15: en strandprofil, visande havets eroderande verksamhet.

Sid. 26 nederst: skematisk framställning av uppslamning i en flod kring sjunkna trädstammar.

Sid. 27 r. 5: en mindre detaljteckning till föregående.

Någon plansch kan möjligen S. NILSSON själv ha åstadkommit, men för de flesta om inte alla har han säkerligen haft hjälp av tecknare. Om namnet på denne upplyser en adress, som han antecknat dels i sin dagbok, dels på manuskriptet till andra föreläsningen: artisten Andersson, Stora Trägårdsgatan n:o 19 2 trapp.

För det demonstrationsmaterial han tänkte använda i Stockholm har S. NILSSON uppgjort en ganska upplysande promemoria; den återfinnes i det nämnda geologiska föreläsningshäftet från vårterminen 1847 å sid. 135.

Torfjord från hafvet utanför Falsterbo.

trääd, brunkol &c. ur mossen under Järavallen — flundreungar.

Träd ur Höganäs och Mörarps stenkolslager —

Landväxter derur och från Hör —

Hafssnäcker från Kullagunnarstorp —

Hafssnäcker från Ormalien och Ronnelien.

Tänder från södra Skåne af Mammoth och Hippopot. NB. Lånas af Gref. STENBOCK.

Hår af Siberiska *Mam.* dito af *Vildsvinet.*

Hästskinn med långa hår.

Tänder af *Ursus spelæus* — Häst — Oxe — &c. under Jären.

Cranium af *hunden.* NB. I Köpenhamn fås ett helt eller afstöpning. Jagtvapen under Jären.

Metkrokar, pilar &c. NB. Blott hvad som är funnet i Gångbyggnader och under jären kan tilläggas de äldsta urinvånarne. *Jordhackor* första plogen — Lika pilar &c. fr. skilda trakter.

Mennisko *Cranier*: 1:mo) Mitt runda Lappska; Kalmuckiska; ur ätthög på Seland; ur kyrkgård vid Hjelmseryd —

2) Smala från Tygelsjö, Öland, (NB. RETZ. färska fr. Norrige) — Burgundiska?

3) Mitt phoeniciska, (O'Connors) det stora breda Danska — Bohuslänska med lärpipan.

4) Vestgötska —

5) fr. Upsalatrakten (NB. RETZ. har origin.).
Bronsvapen och redskap. Cavalleri: fragm. af hästkäk. Hästbetsel af koppar. Värja af d:to. Sköld d:to; Snäppare af d:to; trubbiga pilar — Celter — sporre med tagg utan kringla. NB. samma af jern: sporre med tagg —

Synnerligen väl klargöras också anordningarna vid föreläsningarna av referaten i tidningarna, särskilt Aftonbladets. I detta heter det om första föreläsningens skildring av naturföreteelserna i de olika regionerna:

Intrycket af denna skildring var också till den grad lifligt, att när talaren slutligen lät borttaga kartorna öfver globen och Skandinavien, och dermed blotta en bakom dem uppsatt gouachemålning, föreställande en fjelltrakt, synes han knappast ha behöft att på densamma utpeka den eviga snön, eller glacieren, eller videts, björkskogens, tallskogens och granskogens bälten kring fjellarne; hvar och en igenkände ändå allt detta vid första anblicken, och fann att det var endast en efterbildning, med pensel och färg, af hvad naturforskarens ord nyss förut manat fram ännu mera bjert för själens blickar.

Om andra föredragets illustrationer säger Aftonbladets endast, att »en för dagen uppsatt stor tafla tjenade äfven nu att åskådliggöra de delar af föredraget, som fordrade figurer för att bättre kunna förstås» och att framställningen om torvmossarnas tillkomst »upplystes medelst figurer». Posttidningen meddelar dessutom att »Hr N. lofvade att, då han med öppet vatten hitväntar åtskilligt af sina samlingar, längre fram förevisa några af de djurskeletter och trädslag, han påträffat i dessa torflager». Vid referatet av den Lyellska klimatändringsteorien i tredje föreläsningen nämner Aftonbladets, att »för att göra den åskådlig, befunnos fyra af Lyell uppgjorda 'imaginära' globchartor kolossalt afbildade». Även för de följande föreläsningarna är det Aftonbladets referat, som äro mest upplysande; om den fjärde meddelas särskilt utförliga uppgifter:

Vid inträdet i salongen torde mången sannolikt ha igenkänt bland de för aftonen uppsatta planche-figurerna såsom gamla bekanta från professor Nilssons "Komparativa Etnografi" — afdelningen om den "Skandinaviska Nordens Ur-innevånare". Man såg här i stort afbildade samma gamla vapen, fiskredskap, hufvudskallar m. m., som der, och sådana de träffats i botten af våra torfmossar, sjöar och kärr, eller i de kummelgrottor, dem nordens äldsta invånare bebott, och de griftkummel, hvori de jordfästade sina döda; äfvensom dessa kummel voro här afbildade. Men hvad som måste ännu mer ådraga sig den inträdandes uppmärksamhet var åsynen af sjelfva originalerna: de verkliga och omedelbart ur grifternas, mossarne, o. s. v., upptagna tusenåriga och mångtusenåriga kvarlevorna af den tidens och ännu äldre verldsperioders djur. Man såg här skallen efter en i forntidens Skandinavien lefvande *Uroxe*, om hvars jettelika storlek man kunde göra sig ett begrepp, då man fann längden emellan hjessan och näsbenets slut gå till nära en aln, och de ensamt återstående qvekarne, eller kärnorna till hornen, nära så långa, men tjockare, än hela de fullständiga hornen på vår tids bufflar. Af en här uppgräfd *Bison-oxe* sågs en dylik kvarleva, och på andra boskapsskallar kunde man igenkänna urstammen till flera i vår tid mycket bekanta raser, såsom *Korhornsrasen*, *Ayreshiresrasen*, den *Kulliga* o. s. v. Jemte dem befunnos de ståtliga hornen till forntidens *Elgar*, *Kronhjortar* och *Renar*, kranier efter de på samma tid här lefvande *Rofdjur* och *Hundar*; slutligen visades ett par fragmenter, bestående blott af tänder, efter det nu mera utgångna *Mammuthdjuret*, eller den *primitiva Elefanten*, hvilken äfven lefvat i vår nord, men hufvudsakligen på den tiden, då der ännu fanns ett mildt klimat, och hvars afkomlingar tyckas fortfarande lefvat i samma trakt, släkten efter släkten, till dess landet höjt sig så småningom till

fjell och begrafvit detta slägte jemte de öfriga organiska varelserna, under sina moräner eller laviner, bland hvilkas rullstenssamlingar dessa sällsynta öfverlevnor anträffats.

Förutnämnda allegater till aftonens föredrag antydde att professor Nilssons lektioner nu stå på öfvergången från det geologiska fältet till det etnografiska.

Såsom inledning till kunskapen om de människostammar, hvilka under olika tidehvarf efterträdt hvarandra i vår nord, föredrog talaren den indelningsgrund till människorasernas urskiljande, som blifvit uttänkt af professor A. RETZIUS, och nu mera är antagen bland vetenskapsmännen öfverallt, samt beror på olika hufvudskälsformer.

De uppsatta afbildningarne förstälde dessa formers två hufvudafdelningar: korthufvudena ("brachycephali") och långhufvudena ("dolichocephali").

De gamla nordboernas icke metalliska vapen och redskap äga en förundransvärd likhet med dem, som ännu träffas hos andra vildar; hr Nilsson förevisade pilspetsar af sten, uppgrädda i Sverige, Irland, Campagna di Roma, Grönland, Pennsylvanien, Mexiko, Tierra del Fuego, alla så lika hvarandra, som om de kommit ur samme verkmästares hand; och samma öfverensstämmelse befanns emellan ljuster af ben, från Skåne och från nordvestkusten af Amerika, emellan kastspjut från Skåne och från Grönland o. s. v.

Slutligen heter det om femte och sjätte föreläsningarnas demonstrationsmaterial:

Professorn visade afritningar och afgjutningar af detta hufvud [från Stångenäs], jemte två andra till jemnförelse, alla tre så nära liknande hvarandra till form och storlek, som människor af samma stam kunna likna hvarandra. Imedlertid voro originalerna från vidt aflägsna orter. Det ena var funnet i en bevisligen *fenicisk* grift på Malta; det andra var konung *Alexander O'Connors* af Irland hufvud.

Hr. Nilsson förevisade dels i original dels i afbild en mängd dylika kopparsaker, såsom spiralformiga armband, hammarhufvuden, kedjor till betsel, svärd och sköldar, spjutspetsar, knifvar, och en stridslur (eller mähända en offerlur) med kedja; alltsammans utmärkt genom vackra former och pryddligt arbete. Kopparn är icke smidd, utan gjuten; kedjelänkarna inom hvarandra. Luren var i synnerhet märkvärdig genom godsets tunnhet, och lemnade deri ett nytt prof på den länge förlorade men hos forntidsfolken bekanta konsten, att af koppar och brons gjuta ytterst tunna bleck, t. ex. såsom yta för bilder.

I några strukna rader vid slutet av sista föreläsningen säger S. NILSSON, att han »nödgas tillkännagifva, att den tillämnade expositionen af de saker jag här förevisat, måste inställas». Emellertid synes en sådan utställning dock ha kommit till stånd, om ock i mindre skala än planerat, ty Aftonbladet slutar sitt referat i n:r 118 med att säga: »I går (d. v. s. tisdagen den 25) emellan klockan 12 och 2 voro alla de af professorn förevisade fornsakerna framlagda till särskildt beskådande i la Croix's salong».

Föreläsningarna rönt storartad tillslutning. Tidningarna uppge i sina referat, att åhörarne voro så många som salen kunde rymma och även läktarna blevo alldeles upptagna. Ett par gånger nämnes siffror; antalet stiger från omkring 600 personer till mellan 7 och 800. Posttidningen betonar särskilt, att samlingen var lysande, och Aftonbladet omnämner gång på gång, att det kvinnliga elementet var talrikt representerat, kanske i syfte att skämta litet med könets nyvaknade intresse för vetenskapen.

De i boklådorna utlagda subskriptionslistorna finnas ännu bevarade bland S.

NILSSONS papper. Därå äro antecknade något öfver 400 biljetter; konungen hade tagit 30, drottningen 12, kronprinsen 10 och änkedrottningen 12. Någon fullständig förteckning öfver åhörarne ge de alltså inte. Utom namnen på dem som köpt biljett utanför subskriptionen, torde där saknas några som blivt inbjudna av S. NILSSON själv, såsom givetvis är fallet med t. ex. A. RETZIUS, och dessa saknade namn kunna höra till dem som det vore av särskilt intresse att känna, nämligen vetenskapsmännens inom de behandlade disciplinerna.

En liten axplockning i listorna bestyrker Posttidningens omdöme om samlingen. Representativa namn äro: A. v. Hartmansdorff, presidenten Westerstrand, G. A. Sparre, excellensen De Geer, justitieråden Schmidt och Backman, livmedikus Ekströmer, general Lefrén, statsrådet Silfverstolpe och L. J. Hierta. Bland vetenskapsmännen märkas utom statistikern Carl af Forsell och astronomen prof. Selander naturvetenskapsmän som S. Lovén, C. J. Sundevall, A. Erdmann och historici och arkeologer som Stephens, Styffe, C. F. Allen och B. E. Hildebrand.

Tidningarna öfverflödade också av lovord. Posttidningen är visserligen mera officiell och kortfattad, men finner föreläsaren ovanligt populär och lättfattlig, och säger, att hans »föredrag, prydligt i all sin enkelhet och klarhet, samt grundadt på en Europeiskt erkänd, djup vetenskaplig insigt, drog åhörarens uppmärksamhet odelad till sig». »En verkligt hög värtalighet prydde understundom det lifliga föredraget.» Endast mot första föreläsningen framfördes en önskan, »det Hr Professorn med en något högre stämma framställt, hvad som så väl förtjenade att höras, ty i salonens nedersta ända uppfattades föredraget ej alltid fullkomligt tydligt».

Dagligt Allehanda hade synnerligen utförliga referat — ofta på flera spalter (i n:r 107, 113, 114, 118, 122, 124, 143 och 144). Uppskattningen visar sig dock mest i det utrymme som upplåtes åt dem; direkt uttalade omdömen äro sparsamma. Endast om andra föreläsningen säges, att den var på en gång strängt vetenskaplig och lättfattligt framställd. Referenten, som tecknar sig H., var, enligt vad S. NILSSON själv upplyser i några självbiografiska anteckningar från 1860, S. A. HEDLUND.

Enligt samma källa var det G. SCHEUTZ, förut redaktör för Anmärkaren och sedermera berömd som räknemaskinens uppfinnare, som skrivit de ovanligt klara och sakkunniga, omfångsrika referaten i Aftonbladet (n:r 104, 105, 108, 109, 112, 114 och 118). Denna tidning hade förut ägnat S. NILSSON en mycket välvillig uppmärksamhet och bl. a. avtryckt hans rektorsprogram vid Lutherfesten 1846. Av dess omdömen skall endast anföras vad som säges om första föreläsningen:

Så abstrakta, och till temperaturen i egentlig mening kyliga också dessa ämnen voro, kunde man ändå märka huru auditoriets intresse och värma stegrades minut efter minut, genom talarens framställningssätt och det nästan poetiska doft, som småningom bredde sig öfver de skildrade föremålen, utan minsta oratoriska konstgrepp å talarens sida, eller snarare genom den största oratoriska konst bland alla, den som består i en klar, åskådlig, hvart ämnes egentliga och framstående sidor enkelt afspeglande efterbildning, förenad med fullkomlig ledighet i sjelfva föredraget.

RETZIUS kunde också, sedan S. NILSSON den 27 maj sjövägen öfver Kalmar och Ystad avrest från Stockholm, skriva till honom i brev av den 4 juni:

Mycken tack för underrättelsen om din lyckliga hemkomst. Här har du lämnat ett kärt minne efter dig; jag kan försäkra att jag öfverallt hört talas om din sejour och ditt föredrag såsom en för den allmänna bildningen och det vetenskapliga intresset högst viktig och kär tilldragelse. Detta omdöme delas både af lärda och olärda, både af dina in histor. naturali sodales och andra vetenskapens idkare och vänner. — — — — — Referaterna i tidningarna hafva väckt stort intresse i hela landet — de omtalas i alla bref jag fått i sednare postdagarna. — — — — —

Innehållet i dessa föreläsningar torde S. NILSSON redan samma år delvis ha framlagt för utländskt forum. Bland hans papper finnes nämligen en »P. M.» på tre kvartark av samma papperssort som föreläsningarna, i vilken han framställer sina åsikter om Skandinaviens nivåförändringar; i huvudsak motsvarar den till innehållet andra föreläsningen. Formen anger tydligt, att det är ett föredrag, och att det hållits 1847 framgår av ett par uttalanden på 6:te sidan (t. ex.: »I april detta år (1847) lät jag åter mäta afståndet»). I marginalen finnes bitvis fransk översättning och manuskriptet avslutas med en latinsk allokution, i vilken det heter: »Jucundum tam mihi est et jucundius quam quod edicere valeo me non solum in Academia Oxoniae vetustatis et doctrinae laude celebratissima tandem videre, sed quod majus adhuc est, me tanta benevolentia in tam splendido loco et a tam inclytis viris esse acceptum et continue conservatum». Det var just till det i juni hållna naturforskarmötet i Oxford som S. NILSSON reste från Stockholm, och till yttermera visso säger han i ett autoreferat »On the primitive inhabitants of Scandinavia» å sid. 31 i Report of the seventeenth meeting of the British association for the advancement of science; held at Oxford in June 1847: »In a paper which a few days ago I had the honour of reading before the geological section 'on the rise and sinking of Sweden', I have endeavoured to explain etc.»

Vid de föreläsningar i geologi, som S. NILSSON under februari höll 1852 i Lund, har han begagnat stora partier av Stockholmsföreläsningarna. Däremot fick han aldrig förverkligat sin avsikt att utge dem från trycket, ehuru han gång på gång återvänder till denna tanke. I en subscriptionsanmälan till andra upplagan av Skandinaviska Nordens ur-invånare, daterad d. 8 mars 1862, säger han, att upplagan är avsedd att omfatta följande särskilda avdelningar:

1:o) En öfversigt af *Skandinaviens Geologi*, isynnerhet med afseende på de förändringar i landets fysiska Geografi, efter hvilka tydliga spår förefinnas.

Deri kommer att upptagas hufvudsakliga innehållet af de *Föreläsningar*, förf. höll här i Stockholm, vårtiden 1847, och för hvilkas utgifvande ett stort antal Subskribenter då tecknat sig; men utgifvandet kom att uppskjutas först genom en straxt efter föreläsningarnas slut företagen längre utrikes resa, och sedan derigenom att Förf:s *Skandinaviska Fauna* måste fortsättas och fulländas.

Ännu 1875, då S. NILSSON började utgiva sina Samlade smärre skrifter, av vilka dock endast första bandet utkom, ämnade han enligt prospekt på omslaget i dem upptaga även Stockholmsföreläsningarna.

Vad handskriften vidkommer, föreligger den i koncept med många, dock mest formella retuscheringar. Några tillägg och rättelser äro möjligen gjorda av S. NILSSON

efter 1847, i så fall väl troligast, då han 1852 begagnat anteckningarna för sina föreläsningar i geologi. Mindre partier, närmare angivna i anmärkningarna, äro av annan hand. — Vid tryckningen har handskriften återgivits utan andra avvikelser än att otvetydiga förkortningar upplösts och interpunktionen, där så för tydlighetens skull ansetts önskvärt, kompletterats.

De vidfogade anmärkningarna äro författade, de antropologiska av prof. C. M. FÜRST, de geologiska av prof. K. A. GRÖNWALL och de zoologiska av prof. H. WALLENGREN.

1:sta Föreläsningen d. 6:te Maj 1847.

Med Deras Majestäters Nådiga bifall och Sällskapetets medgifvande, ämnar jag försöka att under dessa föredrag ådagalägga: *under hvilka förhållanden vårt slägte först framträdde här i Norden; huru det land, vi nu kalla Sverige, sannolikt då såg ut; hurudant klimat der rådde; af hvilka träd och växter den Svenska jorden då var beklädd; hvilka djurslag lefde och närde sig i skogarna och på fälten; hvarifrån landets första inbyggare hit inkommo; hvad lefnadssätt de förde; på hvad bildningsgrad de stodo och till hvilken ännu lefvande folkstam de närmast hörde.*

Derefter torde mig tillåtas omnämna, *hvilka andra människostammar, försedda med något mera bildning än den första, tid efter annan hit invandrade*, samt, så vidt jag förmår, äfven i korthet teckna *dessas verksamhet och lefnadssätt*. — Och som allt detta påtagligt tilldragit sig, innan *Historien* ännu tändt sin fackla öfver Norden, ja innan ännu *Sagan* kastat sitt dunkla skimmer öfver dess horisont; så hafva vi uti denna för häfdeforskaren fullkomligt obekanta tid, ingen annan ledstjerna att följa, än den, *Naturforskningen* lemnar oss; dock skola vi, som jag hoppas, finna att Naturforskningen, om den blott kunde med nog fullständiga materialier användas, skulle leda oss säkert fram till det åsyftade målet. Och då mig förunnas den lyckan, att vid detta tillfälle inför Deras Majestäter och denna lysande Församling vara dess svaga tolk, utbeder jag mig det öfverseende, en hvar vid sådant tillfälle utan tvifvel känner sig behöfva, och allrämest den, som från en aflägsen vrå af landet uppträder inför en Samling af hvad Fäderneslandet eger mest upphöjdt och mest upplyst.

För att i någon mån förbereda det ämne, som är egentliga föremålet för dessa föredrag, nemligen vårt slägtes första uppträdande i Norden, och landets då varande utseende; anser jag mig böra omnämna de förändringar landet kort före och äfven efter denna aflägsna tidsperiod undergått; och för detta ändamål önskade jag först få erinra om *den Skandinaviska halföns nu varande fysiska beskaffenhet*.

Den Skandinaviska halfön, som nu utgör 2:ne Konungariket, Sverige och Norrige, under samma spira, har sin största utsträckning i en riktning från SSW till Nordnordost mellan 55:te och 71:sta nordliga breddgraden, samt sin största bredd från vester till öster mellan 22:dra och 49:de gradens longitud, och arealen af dess yta är något mer än 6,650 Svenska kvadratmil. Från nordligaste stranden af Finska viken vid Torneå, närmast 66:te nordliga breddgraden, och upp till Varangerfjorden

nära 70:de, på en sträcka af omkring 50 mil, är den landfast genom Finska Lapp-land och Finland med den gamla verdens stora kontinent; för öfrigt är den på alla sidor omgifven af haf — och dessa 2:ne omständigheter: att endast i den högre Norden vara landfast, och i Södern omgifven af haf, har ett stort inflytande på det ämne, jag här företagit mig att afhandla. Jag har derföre till en början ansett mig böra derpå fästa uppmärksamheten.

Hvad landets yta beträffar, så är det i allmänhet ett bergigt och skogrikt land, beströdt med sjöar och floder, och hufvudmassan af dess berg utgöres af gneisartad granit. Denna plutoniska bergart, i hvilken aldrig finnes och aldrig kan finnas något enda spår efter organiska alster, utbreder sig mer och mindre i de flesta delar af landet och utgör der jordgrunden, än betäckt af lösa jordlager, än blottad i horisontala eller sluttande planer, än höjande sig till ensliga kullar eller sammanhängande åsar, än djerft uppstigande i väldiga massor, dels som kölar och bergsryggar, dels som pyramider eller runda kupoler. — Utom dessa utgöres en stor del af landets yta af flolägriga¹ Neptuniska bergarter, hvilka oftast innesluta förstenade skaldjur och växter, som alla samtliga, på hvad höjd öfver hafvet de nu än ligga i bergmassan inbäddade, visa att de lefvat i oceanen och oftast på ett betydligt djup. I södra trakterna af landet förekomma fläcktals ännu yngre bergbildningar, alla af Neptunistiskt ursprung och alla inneslutande mer eller mindre talrika kvarlevor af organiska alster, hvilka fordom lefvat somliga på landet, andra i sött vatten, andra i hafvet. Genom springor och öppningar i de flolägriga petrifikatförande bergen har der och hvar framvällt en glödgad massa af så kallad trapp, grönsten eller diorith, och bildat än kägelformiga kullar, än långa vallar. — Sådan är i största korthet den Skandinaviska halföns fasta botten, hvars längsta, bredaste bergsrygg, den *norriska fjällryggen*, har i allmänhet samma utsträckning från S. S. W. till N. N. O. som hela landet, från Lister i södra Norrige vid Nordsjön, till Tanaelfvens utlopp i Ishafvet. Denna fjällrygg och dess utgreningar gifva hela landet sin hufvudsakliga konformation; den sluttar långsamt åt öster, den störtar sig brant ned åt vester. På förra sidan sänker den sig småningom och bildar ett, i allmänhet taladt, lutande plan mot Östersjön, hvilket plan dock är afbrutet af jmförelsevis smärre åsar, som löpa nära nog parallelt med den stora fjällryggen. Denna följer i norra delen af landet Ishafvets kust, är der genomskuren och liksom söndersplittrad af talrika, djupt inträngande fjärdar, omgifna af dristigt uppstigande ofta lodrätt i hafvet stupande fjällsidor. I sin sydliga del går fjällryggen mera genom det inre af landet och äfven här finnas, utom honom liggande, jmförelsevis smärre bergåsar, som ha samma riktning som han.

Sådan är den allmänna riktningen af halföns hufvudsakligaste berg. Men nästan vinkelrätt från fjällryggen nedgå öfver landet talrika bergåsar från nordvest till sydost, mellan hvilka ligga lika talrika mer eller mindre öppna dalar i samma riktning och i hvilka de från fjällen nedstörtande vattnen, som bilda större och mindre floder, söka sitt lopp mot hafvet. Denna riktning hos sidoåsarna och deras dalar skönjes icke blott i det öfra Sverige, t. ex. i alla Norrlands floder, utan till

och med i landets sydligaste landskap, Skåne, der man varseblir denna riktning icke blott i de få granitåsar, som der träffas, utan äfven i de minsta bergpallar, som der framsticka ur jorden. Dessa stå således äfven, ehuru vidt aflägsnade, i ett bestämdt samband med den stora fjällryggen, från hvilken de som sidoåsar utgå². Men fjällryggen är, som redan nämndes, halföns hufvudsakligaste grundberg och dess riktning bestämmer hela landets, hvars hufvudriktning således är i sydvest och nordost (eller S. S. W. och N. N. O.). Detta förhållande står icke isoleradt; kasta vi en blick på Europas charta, så se vi, att hufvudriktningen af dess land är i det närmaste den samma som Skandinaviens från N. O. åt S. W., och betrakta vi en globcharta öfver samma östra klothalfva, som vi bebo, så se vi, att *hufvudmassan* af allt det land, som under närvarande verldsperiod är uppe öfver oceanens yta, har i det närmaste samma riktning från S. W. till N. O. som Skandinaviska halfön³. Här af se vi, att Nordens stora halfö utgör en integrerande del af östra halfklotets nuvarande kontinent. Än mer: följa vi landet uppåt nordost på globchartan och öfvergå derifrån på vestra globsidan, så se vi att nya världens kontinent är en fortsättning i samma riktning, så att det hela bildar ett bälte kastadt snedt öfver globen, visserligen icke jemnt, utan på sina ställen sargadt, på andra nära nog sönderslitet såsom vid Panamanäset, på ett annat helt afbrutet t. ex. i Beringsundet — men dock alltid behållande samma hufvudriktning. Att detta icke är något tillfälligt, att det antyder ett system i det hela, en enahanda utvecklingsseries är påtagligt. Här nödgas jag, för att ej missförstås, anticipera ett resultat, för hvilket jag framdeles skall i detalj framlägga bevis: att ytan af vår Skandinaviska halfö är stadd i en ständigt fortgående rörelse på det sätt att norra delen allt jemt stiger, södra delen allt jemt sänker sig, ehuru långsamt och för stunden omärkbart. Denna stigande och sjunkande rörelse sker hufvudsakligen i riktningen af fjällryggen d. v. s. efter landets längd, från norr åt söder [ändr. till: NO åt SW]. Samma rörelser har man spår till i flera andra länder af Europa, ehuru de hittills icke blifvit i något annat land med samma noggranhet iakttagna som här i Sverige och detta är i synnerhet härvarande kgl. Wetensk. Akad:s förtjenst, hvilket jag framdeles kommer att ådagalägga; äfven i Amerika måste dessa oscillationer finnas, för att sluta af samma räfflefenomen på bergen, som finnas hos oss. Och utan allt tvifvel skola dessa oscillerande rörelser förmärkas i alla de länder, som utgöra det omnämnda bältet kring jorden. Dock måste indifferencepunkter eller axlar mellan höjningen och sänkningen finnas, och dessas rörelser märkas naturligtvis icke. Men utanför hela denna massa — — — — —

I framställningen förefinnes här en lucka, förorsakad därav att fyra å sex manuskript-sidor saknas av de tjugoen, varav den första föreläsningen ursprungligen bestått.

Emellertid har det varit möjligt att med full säkerhet avgöra, vad som innehållits i denna lucka; dels ha vi i ett prospekt för dessa föreläsningar en uppgift om första föreläsningens innehåll: "En blick på Skandinaviska halföns nuvarande fysiska beskaffenhet; regioner för vexter och djur; snölinjen; glacierna", dels ha vi i de dagliga tidningarne för den tiden utförliga referat av föreläsningarne.

Det utförligaste referatet är Dagligt Allehandas, undertecknat H., och säkerligen författat av S. A. Hedlund, som åren 1847—48 var medarbetare i tidningen och har begagnat denna signatur. Den del därav som ungefärligen motsvarar luckan, finnes i nummer 107 för den 11 Maj 1847 och lyder på följande sätt: "Såsom inledning härtill beskref Hr. Prof. Skandinaviens närvarande fysiska beskaffenhet. Dess sträckning, mellan 55 och 71 lat. gr., går, i märkvärdig öfverensstämmelse med jordens öfriga kontinenter, uti riktningen från Sydvest till Nordost. I denna direktion går neml. hela gamla världens kontinent, från Guineaviken på Africa till Asiens Ostcap. Afbrutet af Beringsund går den Amerikanska kedjan i samma linea, på den motsatta hemisferen, hvarigenom hufvudmassan af allt land, som höjer sig öfver vattenytan, ligger såsom ett bälte snedt öfver jorden. Extremerna af detta bälte äro de mot hvarandra svarande Sydvest-Afrikanska och Sydost-Amerikanska kusterna. Utom detta bälte ligga Nya Holland, Nya Zeeland och Söderhafvets smärre öar. En snillrik författare har velat göra Nya Holland till stycket af en söndersprungnen planet, som kommit inom jordens attraction och der nedfallit. Prof. Nilsson visade, i enl. med Prof. Lovéns åsigt, att Australien tvertom är jordens stationära del, måhända lemningar af en försvunnen sydlig kontinent⁴. Denna verldsdel hörer nemligen ej till samma utvecklingsperiod som de öfriga. Dess besynnerliga djur, såsom Kängara, Näbbdjuret, Trigonier och Cycadeer, hvilka öfverallt eljest äro utdöda, återfinnas förstenade i åtskilliga delar af Europa, såsom på Juraberget, i den närmast deröfver liggande grönsanden; i Sverige, vid Höganäs, Hör, Köpinge m. m. och bevisa således Australiens kvarstående på äldre utvecklingsgrad. Det räknas derföre till Europas Juraperiod. — Skandinaviens sträckning beror på den fjällrygg, Kölen, som stryker derigenom, med sina många vinkelrätt utgående grenar, kring hvilka, såsom kring benskelettet landet lagt sig. Såsom blodkärl och ådror liggå deremellan dess många insjöar, rinna dess floder. Åt öster från kölen sluttar landet långsamt ned mot östersjön; åt vester stupa fjällen brant ned mot Nordsjön med djupa, inskurna vikar. Hela detta bergsystem består af gneisartad granit, en plutonisk bergart, hvari lemningar af organiska väsenden ej kunna finnas. Dessa visa sig deremot i de Neptuniska bergarter af förstenade snäckor, kalk och lerskiffer, som finnas öfverallt i Sverige. Mångfalden af Skandinaviens formation bestämmer äfven mangfalden af dess Fauna och Flora, hvilka framträda i bestämda zoner. Vandrar man neml. från Skåne med dess sandfält, dess rika sädesfält, dess kastanjer, mulnbär, storkar, (hvilka sedan deras ursprungliga bostäder, bokskogarne, blifvit nedhuggna slagit sig ned på taken), dess kornsparfvar och näktergalar, hvilka sistnämnde alldrig träffas ofvanom Hallandsås⁵, utåt den vestra kusten, genom Halland, Bohuslän och uppåt Norrige, så visa sig tydligen dessa zoner för djurens och växternes lefnadsplatser. Herr. Prof. omtalade en fisk, Sebastes Norvegus, Rödfisk, som i den Bohusländska skärgården fångas från ett djup af 5 till 7 hundra fots djup. Då den ej kan lefva på mindre än detta ofantliga vattentryck blir den vid sitt uppdragande till vattenytan alldeles vanställd, magen drages ut genom käken, ögonen ryckas fram ur hufvudet o. s. v. För att se på dunklet af detta djup har den ögon, stora såsom små fickurglas. Då naturen utrustat såväl detta djur, som alla öfriga varelser med förmögenheter, som passa för dess lefnadsordning, kan man från hvarje väsendes byggnad sluta till de förhållanden, hvarunder de lefvat. Sedan man öfver Svinesund kommit in i Norrige och genom Christiania stift uppåt Ringerike, hvaröfver Hr. Prof. gaf en högst romantisk skildring, nalkas man fjällen. På dessa märker man fyra regioner: nederst granens, hvari Björnen, Illern, Uttern, Elgen och Tjädern vistas; högre upp den dunklare tallens region. Här upphör åkerbruket och man inträder i den ännu mörkare Björkens, och Videts, betesmarkernas, Nomad-lifvets region.

— — dalen. Vid ena sidan hänga bergen med lösa klippstycken högt i luften öfver oss; vid andra sidan framvältar sig i täta störtfall den fradgande strömmen, djupt under oss. Det är redan Juli månad, men mot aftonen är luften särdeles kall och man tyckes med hvarje steg närma sig vintren. Träden äro här smärre än der nere vid

fjärden; bladen äro små och visa en vårlig grönska. Endtligen hinna vi upp till den så kallade *bygden* — till de sista gårdarna mot fjällsidan. Det är en egen anblick för en låglandsbo, som hit uppträder, att öfver alla husgaflar se uppspikade *vildrenshorn* och Björnskallar, hvilket gifver den i sig sjelf vilda trakten ett ännu vildare utseende. Här vid de sista gårdarne se vi också de sista små åkertegar; högre upp på fjället växer ingen säd. Här äro vi således vid barrskogens och åkerbrukets gräns. Allt land som ligger derutöfver begagnas till bete eller jagtmark. Således är här gränsen mellan jordbrukaren och nomaden; längre upp ligger *den*, emellan nomaden och jägaren. Betrakta vi nu de små åkertegarna, så se vi kornet (neml. d. 20 Juli) stå vackert; det skall enligt egarens intyg ge 8 fallt — hvilket icke är obetydligt. Råg sås äfven bland kornet; men mognar och höstas först ett kommande år. Äfven potates växa här uppe och gifva 16 fallt. De fjällgårdar, till hvilka jag här syftat, äro Gullbrandsgården i öfra delen af Hallingdalen öster om fjällryggen; och på samma sätt och i samma region ligger gården *Houkli* vester om den. Till denna höjd går Loen, men ej högre; Ekorren finnes här i skogen; *Orre* förekommer också; men Tjäder och Hjerpe har upphört.

Kasta vi nu härifrån en blick omkring oss på den omgifvande nejden, så se vi oss vara på samma höjd med en gles småväxt tallskog, öfver hvilken vi på afstånd varseblifva den mörkare björkskogen. Kring oss när och fjärran höra vi dånet af nedstörtande vattenmassor. Ur en sådan se vi i östern mot den svarta fjällväggen uppstiga en hvitgrå röklik vattenånga, på hvilken solen, som ännu är höjd öfver horisonten i vester, målar regnbågens skönaste färger. I fjerran se vi fjällens toppar och sidor rundt omkring oss täckta med en glänsande, der och hvar rödflammig snö. Dessa taflor äro värda en DAHLS eller WICKENBERGS pensel.

På afstånd se vi ett snöfjäll höja sig öfver alla de andra, det ligger som en kolossal fjällmassa på fjället. — Sedan vi något hemtat oss, företaga vi den egentliga fjällfärden. Snart äro vi ur tallens upp i Björkens region. Hit upp stryker någon gång Björnen; här är björkskogen låg, föga mer än manshög, och här är det rätta stambället för oräkneliga sparffoglar, som ständigt qvittra ur hvarje buske. Öfver Björkens komma vi upp i Videts och Dvärgbjörkens region. Här har *Dalripan* sitt stambåll⁶, här håller sig fjäll-lemmeln i stor mängd, om han ej nyligen företagit sina utvandringar. Längre upp börja fläckar af ständigt liggande snö att visa sig. Mellan dem stå ännu dverglika buskar. Småningom stiger marken mera — vi äro nu vid det egentliga fjällets fot. Den är öfvertäckt af större och mindre, kantiga stenblock, lösryckta från klipporna och nedstörtade af sin egen tyngd. Längre upp äro de täckta med grus och flisor — ingen gräsmatta betäcker marken; ur det fuktiga gräset uppstår der och hvar en is-ranunkel. Sidorna bli allt jemt brantare. — Vi kunna ej vandra uppåt, men i ziczac. Vi klättra på blocken och flisorna, som hvila på gruset på ett sluttande plan. Oförmodadt tycka vi oss märka, att marken rör sig under våra fötter. Vi se oss omkring — och marken är verkligen i rörelse nedåt det sluttande planet. Vi inse ögonblickligt vår fara — och vi skynda att undgå den; men med hvarje steg vi hasta uppåt, föras vi dock på den

rörliga bottnen lika långt nedåt. Vi anstränga alla krafter och hinna slutligen åt sidan till en uppstående bergfast sten. Vi se nu den yta, på hvilken vi gingo, och vidt deromkring, småningom mer och mer i rörelse nedåt — rörelsen blir allt jemt hastigare, ett rasslande ljud uppkommer — hon löper allt snabbare och snabbare mot en afsats — och hela massan störtar sig ner med ett förfärligt brak i en för ögat bottenlös afgrund. Detta fenomen kallar man ett *fjeldskred* — och mången oförsigtig fjällvandrare har dervid tillsatt lifvet. I denna region förekomma *vildrenen*, *Jerfven*, *Fjällräfven*. Vargen stryker någon gång så högt upp.

Vi fortsätta vår väg uppåt. Med hvarje steg utvidgar sig den omätliga utsigten mer och mer. Snödrifvorna tilltaga. På de bara våta grusfläckarna stå ännu några pygmeiska isväxter; småningom aftaga de — allt lif har upphört. Hvert man kastar blicken, mötes den af snötäckta fjäll, ty man ser ej de gröna frodiga dalarna, som ligga djupt ned emellan dem — man ser blott de snöbetäckta topparna — en vild utsigt öfver all beskrifning. Här råder en dödslik stillhet; intet enda ljud störer den hemska tystnaden. Ej en gång suset af de nedstörtande fjällströmmarna når örat. Man finner sig vara den enda lefvande varelse i hela denna omätliga vildöken. — Der fjällstormar sopat bort den lösa snön vandrar man fram bland kantiga stenar och grus, ofta upp öfver fötterna. Det är sjelfva urbergen, som af tiden och meteorernas⁷ inverkan blifvit grusade. Snön är här nästan mjöllik och flyger lätt för vinden; han smälter här aldrig till vatten. Således äro vi här uppe i snöregionen öfver *Snögränsen* — och det var på denna jag önskade att få fästa mina åhörarens uppmärksamhet. Med *Suölinien* eller snögränsen förstår man den linea eller rättare yta i athmosferen, uppöfver hvilken snön aldrig smälter. Det är nemligen bekant, att luften i och för sig är kall, och att det från jorden genom solstrålarnas påverkan utvecklade värmets icke stiger särdeles högt upp öfver jordytan. Det är nemligen ett allmänt känt fenomen, att om man på ett berg uppstiger till en betydlig höjd, eller i en luftballon uppstiger vertikalt i samma höjd, så känner man mer och mer kyla i luften. Detta fenomen anser man bevisa, att värmets aftager med afståndet från jorden och att luftrymten i och för sig sjelf är kall. Dock finnes enligt de nyaste undersökningarne icke absolut köld; ty dels stöter solen från sig lysande och värmande strålar; dels är, enligt KÄMTZ, samma förhållande med de tallösa stjernorna, som äro strödda på himlahvalfvet; men der dessa strålar icke träffa någon fast eller föga genomskinlig kropp, blir värmeutvecklingen ringa. Härom kan man lätt öfvertyga sig; man kan med en rund flaska af hvitt glas, till och med med en vattenkaraffin af rund form och fylld med vatten, tända eld genom att låta solstrålarna gå derigenom, utan att man deraf märker den ringaste värmeutveckling i vattnet. Jag var en gång i min ungdom vittne till att en eldvåda höll på att uppkomma derigenom att en rund flaska full med dricksvatten blifvit satt på ett bord så, att solstrålarna, som föllo in genom det tillslutna fönstret, föllo äfven genom flaskan och itände föremål, som lågo vid andra sidan på bordet. Men jag minnes mycket väl, att vattnet i flaskan icke var derigenom värmdt. SCORESBY gjorde sig en lins af is och tände dermed eld. Sådana fenomen bevisa,

att icke solstrålarna utveckla värme, utan då de träffa en opak och ogenomskinlig kropp. Dock är verdensrymdens temperatur icke, som förut nämndes, absolut köld. FOURIER tror, att verdensrymdens eller åtminstone den delens deraf, i hvilken jorden rör sig, är nästan lik polens medeltemperatur, och han bestämmer den till minus 50° Cels. — en storlek, till hvilken äfven prof. SVANBERG kommit genom en series af andra betraktelser. — Säkert är det således, att luftrymden i och för sig är kall, och att den värma, vi deri känna, utvecklas genom solstrålarnas inverkan på jordytan. Men som solen vid Æquatorn kastar sina strålar mer vinkelrätt mot jordytan än bort mot polerna, så finna vi lätt, att de på förra stället måste verka långt starkare och utveckla en långt högre värmegrad, hvilken således uppdrifver snölinien. Denna tänka vi oss således som en krumböjd yta, hvilken ligger högst öfver jorden i granskapet af Æquatorn och sänker sig mer och mer mot polerna. Man antager i allmänhet att denna yta bildar från Æquatorn mot polerna en parabel mot hafsytan eller att hon beskriber samma figur deremot som en sten, hvilken från ett upphöjdt ställe utkastas i horisontel riktning. Detta förhållande är dock icke så bestämdt som man i början trodde. Der finnas många oscillationer, förorsakade af lokala förhållanden: rådande vindar t. ex. från varmare eller kallare trakter; hopade snömassor måste betydligt sänka snölinien. Äfvenså måste dess höjd bero af en mer eller mindre varm sommar. I kalla somrar måste han ligga lägre än i varma. Således skola vi ej vänta, att två eller flera mätningar af snölinien på samma fjäll under olika år skola blifva fullkomligt lika. Dessa oscillationer märkas mindre i Æquatorialtrakterna än i våra och än mer nordliga latituder. — Således ligger snölinien (eller den gräns i athmosferen, öfver hvilken snön aldrig smälter) högst vid Æquatorn och sänker sig mot polerna.

Under Æquatorn i Amerika har v. HUMBOLDT bestämdt den till 14,760 p. f. öfver hafsytan

| | |
|---------------------------------|--------------------------|
| I Mexico är den observerad till | 14,016 |
| — Pyreneerna — | 8,502 |
| I Norrige under 61° | 5,200 v. BUCH |
| » » » 62° | 5,052 enl. HISINGER |
| » » » 63° | 4,998 » |
| » » » 67° 20' | 3,000 |
| » » » 70° 38' | 2,502 |
| » » » 71° 10' | 2,200 Magerön v. B[UCH]. |

Således se vi, att ju mer åt norr, desto närmare jordytan sänker sig snölinien, och vid 80:de breddgraden, norr om Spitsbergen går den ned till hafsytan. Här under Stockholms latitud måste snölinien ligga kring 5,500 p. f. öfver hafvet. Således, om här i granskapet låge ett fjäll, så högt som Sulitelma i Luleå lappmark, så skulle äfven *här* dess topp vara klädd med en evig snö. Om man nu från en sådan snötäckt fjällspets nedstiger åt en af dess sidor, så träffar man i början inga träd, inga växter: hela ytan är snöbetäckt och der vinden bortsopt den lösa snön,

så att marken är bar, vandrar man öfver fält af grus och sten. Längre ned ser man mellan drifvorna i den något upptinade och således våta jordskorpan några glesa stånd af Ranunkler, Saxifragor, Starrgräs o. d. De uppsticka sorgligt förkrymplade och pygmeiska ur det våta gruset eller den smula matjord, som vid sidan af klipporna kunnat bilda sig genom de stenmoss-skorpor, som på dem vuxit och upplöst sig. Längre ned börja gräsvidet (*Salix herbacea*) och några andra örter såsom Skedörten (*Rumex digynus*), *Polygonum Bistorta* m. fl. utbreda gröna fläckar. Dessa öka sig mer och mer, i samma mån som snödrifvorna aftaga, och slutligen sammanlöpa dessa gröna fläckar, till en hel grön gräsmatta. Snart börja derpå visa sig buskar af åtskilliga videarter och enkla stånd af Blåbärsbusken och dvergbjörken. Men ännu ser man icke något egentligt träd, och i de djupa smala dalklyftorna behålla sig ännu drifvor af evig snö. Stiger man ännu längre ned, så möter man det första trädslag, som på alla Skandinavians fjäll (åtminstone på alla dem jag bestigit) är *björken*, ehuru den i början blott visar sig som låg, hopkrumpen och ruggig buskväxt med små och runda blad. Den skall enligt de nyare Botanisters iakttagelser utgöra en egen art. Detta trädslag träffar man först vid pass 2,200 p. f. under snölinien. Det utvecklar sig mer och mer till skog, dock alltid lågt och hopkrympt på denna höjd. Stiger man upp på en hög tufva eller på en sten af en eller ett par alnars höjd, öfverser man hela skogen.

Följer man björkskogen nedåt fjällets sluttningar, så träffar man den första *Tall*, ungefär 800 fot under björkens öfra gräns eller 2,570 till 2,540 fot under snölinien. Ungefär 2 à 300 fot längre ned eller vid pass 3,000 à 3,200 fot under snölinien börjar *granen*, och denna bekläder de lägre fjällsidorna och dalarna i Norden ända ned mot hafsytan.

Således finna vi, att det är snölinien som bestämmer regionerna för de olika växterna och således äfven för djuren. Vi ha sett, att åkerbruket fortgår ända upp i graneus och tallens region; nu ha vi sett, att granen upphör 3,000, tallen vid pass 2,550 f. under snölinien. Således går åkerbruket upp ända till omkring 2,600 fot under snölinien. Vi finna således af allt detta, att om snölinien småningom sänktes, eller, som är det samma, om landet småningom höjdes; så skulle dessa olika vegetationsregioner småningom stiga längre ned i förhållande till hafsytan och vi skulle t. ex. uppe bland snödrifvorna träffa stubbar och stammar af björkar eller tallar, som fordom vuxit, der drifvor nu ligga. Det är just sådana fenoméner, som vi träffa på mångfaldiga ställen i fjälltrakterna i Norrige, och som vi längre fram skola förklara. — Det var som förberedelse för mitt egentliga ämne nödvändigt att omnämna dessa temperaturförhållanden.

Således ha vi på hvarje snöfjäll 4 regioner: 1) Fjällregionen ned till första björken; 2) björkregionen; 3) tallregionen; 4) Granregionen⁸. —

På samma sätt som regionerna förhålla sig i vertikal rigtning, förhålla de sig äfven i horisontel. Om man från nordligaste spetsen af halfön vandrar mot söder, träffar man först björk, sedan tall och derefter gran. På Spitsbergen under 80°

träffar man hvarken björk eller ens vide; blott gräsvidet (*Sal. herbacea*) och några andra fjällväxter visa sig der.

Redigast få vi en öfverblick af värmets fördelning öfver jorden och deraf beroende regioner för växter och djur, om vi tänka oss hela klotet såsom utgörande två ofantliga berg med baserna mot hvarandra vid Æquatorn och med spetsarna vid polerna. På sidorna af hvardera träffas samma regioner som på ett snöfjäll i æquatorialtrakten. Och hvarje hög bergspets kan således betraktas som en jordpol.

Innan vi lemna fjälltrakterna, böra vi ej underlåta att fästa vår uppmärksamhet på ett annat der förekommande fenomen, som för vårt egentliga ämne har en stor märkvärdighet: det är *glacièrerna*, hvilka äfven på många af Nordens snöfjäll förekomma⁹. Äfven i Schweiz i Alperna förekomma en mängd och stora glacièrer, hvilka äro fullständigt undersökta och beskrifna af DE SAUSSURE, DE LUX, VENETZ, CHARPANTIER, AGASSIZ, DESOR m. fl. Med *glacièrer* förstår man ismassor, som ligga nedbäddade i dalarna oftast i sidodalarna på högfjellen, och äfven bekläda deras sluttningar. Dessa ismassor hafva ofta en betydlig utsträckning och de som fylla de stora fjälldalarna stiga i allmänhet från de högsta spetsarna ända ned i de bebodda trakterna, ja i Norrige merendels ända ned mot hafsstränderna, i oafbruten följd. I hvarje *glacièr* kan man urskilja 3 regioner: 1) Den egentliga *glacièren*, der den om vintren fallna snön, om sommarn fullkomligt smälter. Denna ligger således vida *under* snölinien. 2) Der *Firn* (nevé) som fyller högdalarna, och hvars yta är bildad af kornig snö. Denna ligger uti och något under snölinien. 3) *Snöfältet* eller *högsnön*, som betäcker de höga fjällkammarna och spetsarna, ofta blifver i pulfverform och merändels förenar de stora glacièrerna (der öfverst) under det att de nedstiga i flera dalar.

Hvar och en af dessa regioner har ett eget utseende. Glacièren är bildad af kompakt is; dess yta är merändels kullrig och der och hvar betäckt med klippfragmenter. *Firn* deremot har en konkav yta, på hvilken inga klippfragmenter ligga. *Snöfältet* eller *högsnön* utmärker sig redan på afstånd genom sin glänsande hvita färg, som mycket contrasterar mot Firnens smutsiga utseende; också ligger den högst uppe. *Snöfältet* och *Firn* bildar tillsammans hvad man i Schweiz kallar *Ishaf* (mer de glace), hvars aflopp eller utflöde utgöres af de egentliga *glacièrerna*.

Öfvergången mellan hvardera af dessa regioner sker årligen derigenom att den stora mängd snö, som årligen faller på *Firn* och *glacièren*, äfven som den, hvilken dit nedblåses från fjälltopparna och kammarna, blir kornig af Solens inverkan; kornen bli småningom större ju mer smält vatten insilas i den inre massan, och på ett visst djup sammanbaka kornen och bilda en i början blott lös is, som dock ögonskenligt blir mer kompakt. Vattnet silar in i massan och sammanbakar den som ett murbruk; vattnet är den enda grunden till snöns förvandling till is. *Glacièrisen* skiljer sig från vanlig is; den är mattare med mer blåsor och dess yta är ej glatt eller jemn, utan ojemn och skroflig; den har en stor mängd hårfina sprickor i alla riktningar.

Glacièrerna äro i ständig rörelse, de skrida småningom ned från fjällen i da-

larna, men så sakta, att rörelsen ej märkes utan på längre mellantider. De framskrida starkast åt det håll, der de ha minst motstånd d. v. s. dit marken lutar, dock är ej tyngden den enda orsaken till framskridandet. Man antager äfven en annan orsak dertill, det är *dilatationen* genom volymförändringen i det inre af *glacièr-massan*, medelst det i de hårfina sprickorna insupna vattnet. Under *glacièren* är marken om sommaren slipprig af regn och annat vatten, som tärer sig ned i hål och remnor och bildar bäckar och strömmar, hvilka framkomma nedanför *glacièren*.

På och vid alla *glacièrer* finnas *moräner*. Genom förvittring och *glacièrens* egen rörelse lösryckas ständigt från dalväggarne klippstycken, som nedrulla på *glacièrytan*, och enär denna är kupig och framrycker hastigast i midten, så föras de bort långs kanterna, der de bilda långa vallar, som kallas *sidomoräner*. Ett annat slag kallas *bröstmoräner*¹⁰; dessa äro äfven vallar af sten, grus och sand, hvilka ligga tvärs framför nedre slutet af *glacièren*. Dessa framföras af *glacièren* så länge den framrycker, men då en mycket varm sommar inträffar, som smälter bort ett stycke af *glacièren*, blir *moränen* lemnad ett stycke derifrån. I Fondalen i Norrige har jag sett flera sådana af *glacièren* derstädes lemnade *moränvallar*, af hvilka somliga voro så gamla, att derpå växte stora björkar. Icke alla klippfragmenter, som falla på ytan af *glacièren*, blifva derpå liggande. En del faller i klyftorna, öppningarna och ihåligheterna på sidorna; ja hela *moräner* försvinna på detta vis. Dessa fragmenter blifva till största delen genom rifningen under *glacièren* söndermalna, pulveriserade, och bilda så ett eget lager af fin sand, som finnes nästan under alla *glacièrer* mellan isen och klippbotten. De fragmenter, som *glacièren* icke fullständigt söndermalat, blifva afrundade, polerade och ofta fint räfflade och framkomma i denna gestalt vid undre brädden af *glacièren*.

AGASSIZ anmärker vidare, att *glacièrerna* ha en mycket starkt markerad inverkan på sidoväggarna och botten i den dal, genom hvilken de nedstiga. I en mer eller mindre sluttande rigtning afnöta de dem, de afrunda kanter och ojemnheter; ja de polera ofta så glatt och glänsande som blott en Stenslipare skulle kunna göra, derigenom att de genomskära de i klippan inströdda fossilier och concretioner. De utöfva detta inflytande såväl på kanterna som på ytan af skiffriga lagren. På samma gång verka de hårdare smådelarna, t. ex. de små kvartskristallerna i sandlagret, *under* *glacièren*, som en trippel på dessa slipade ytor af klippan, på hvilken de ingräfva en mängd fina, raka, parallela linier. Dessa följa alltid den rigtning, som *glacièren* måste följa i sin rörelse. Utom dessa fina streck finner man på de bergytter, som stått i beröring med *glacièrerna*, breda på långs gående *fårar*, som se ut som om de voro urhålkade med en hyffel, och hvilkas yta äfven är glatt och slipad. Dessa åstadkommas utan tvifvel af större uti isen inpackade kislar, hvilka just för det de äro större, lemna sådana större spår efter sig. — Alla sådana fenomen efter verkingar af *glacièrer* på marken finnas i Schweiz icke blott i närheten af nuvarande *glacièrer*, utan äfven på ställen, der i mannaminne ingen *glacièr* funnits. Nästan i alla större alpdalar har man funnit sammanhopade massor af block i form af vallar, hvilka i hvarje afseende likna de nu varande *moränerna*. —

Man har steg för steg följt sådana otvetydiga märken efter glaciärer genom dalarna ända ned på Schweitzerslätterna och till och med ända till och på Jura-bergen.

De afslipade bergytorna och de afrundade utsprången på sidorna af Schweitzerdalarna, hafva ofvan en bestämd gräns, öfver hvilken alla kammar och spetsar äro skarpa, naggade och sönderbrutna, då deremot bergmassorna *under* denna gräns äro afrundade, afslipade och glatta. Denna höjdgräns är på somliga ställen så skarp, att man skulle kunna anse den för skiljelinien mellan tvenne olika bergarter — hvilket dock ej är händelsen. Denna skarpa gräns lutar nedåt mot utloppet af dalen och står således vid dalarnas slut på mycket ringare absolut höjd (d. ä. öfver hafvet) än vid början af dalen.

Också finnas i det inre af Alperna ensliga block, hvilka på toppen af branta kammar eller på andra orter stå i ställningar, som uppenbart bevisa, att de endast genom långsamt verkande krafter kunnat blifva der afsatta; Man kallar dem i Geologien *Blocs perchés*. De finnas såväl bland nuvarande glaciärer som i djupare liggande dalar.

Alla dessa olika fenomen, hvilka af de flesta Geologer tillskrifvas en forntida betydligare utsträckning af glaciärer inom Alperna t. ex. den polerade botten ytan af bergen, de afrundade klippkanterna på dalsidorna, moränerna, de uppställda blocken, med ett ord alla de fenomen sammantagna, som man innefattar under benämningen »*erratiska fenomen*», återfinner man äfven utom Alperna. Man träffar dem på samma sätt i Jurabergen, och der äro de erratiska blocken uppenbart af alpiskt ursprung; Ja man kan för de flesta till och med bestämma lokaliteten i Alperna, hvarifrån de härstamma —; då nu så förhåller sig, är det enklast att antaga, att samma kraft, som ännu i dag släpar sådana block långt ifrån sin stamort, fordom sträckt sina verkningar ända till Jura, och att således fordom ett enda isfält har betäckt hela Schweitzerslätten.

Emellertid, säger AGASSIZ, är fältet för de erratiska fenomenerna icke inskränkt blott till Alperna och Jura; det sträcker sig till en mängd andra trakter: I Schwarzwald, på Vogeserna, i England, Skottland, Irland, i Sverige, Norrige, Finland, Förenta Staterna af Norra Amerika m. fl. st. har man funnit polerade ytor på bergen, erratiska block och gamla moräner. Af allt detta slutar AGASSIZ, att under en viss tidsperiod hela Europa var öfverdragen af ett istäcke.

I denna sista slutsats har emellertid AGASSIZ fullkomligt orätt, och oriktigheten har sin grund deri att han icke känt och härledt glaciärerna från deras verkliga orsak, jordytans häfning, och att han icke vetat, hvad vi i Skandinavien ganska väl känna, att jordytan sänker sig på *ett* ställe under det den höjer sig på ett annat och att höjningen på alla de anförda ställen ganska bestämdt icke varit samtidig, och att således alldeles icke *hela Europa* på en och samma gång varit öfverdragen med ett istäcke¹¹.

2:dra Lectionen d. 11:te Maj 1847.

Under föregående föredrag gaf jag en kort öfversigt af de skilda regionerna för djur och växter, på vår Skandinaviska halfö. Jag sökte fästa uppmärksamheten derpå, att det är *Snölinien*, som bestämmer dessa skilda regioner så, att hvarje växt och hvarje djur har sin norra eller öfra gräns på ett bestämdt afstånd från *Snölinien*, och att således denna utöfvar ett stort och mäktigt inflytande på förbredningen af jordens organiska alster.

Tillika fästade jag uppmärksamheten derpå, att om snölinien sänkes eller, som är detsamma, om landet höjes, så komma dessa regioner att ändra plats, så att den del af fjället, som under en tidsperiod varit tallregion, blir under en annan björkregion, under en följande vide- och under en än sednare snöregion. Jag kommer längre fram att ådagalägga, att detta verkligen är förhållandet, ehuru småningom och för kortare tider oförmärkt, så att det icke kan vara oroande hvarken för oss eller våra efterkommande under många årtusenden.

Att en sådan landets höjning i *en* trakt och sänkning i en annan dock verkligen finnes, hörer direkt till mitt ämne att förevisa. För att nemligen så vidt jag förmår fullgöra mitt åliggande: att *skildra Svenska jordens utseende vid människans första framträdande på dess yta*; måste jag förut framlägga en kort teckning af de förändringar, som denna yta *efter* den tiden undergått och ännu dagligen och stundligen, ehuru oförmärkt, undergår¹². Således först rörande norra delarnas höjning.

Från urminnes tider hade den sägen gått bland fiskare och andra strandsittare vid Östersjöns norra kuster, att hafsvattnet småningom minskades, att der man som barn seglat, kunde man som ålderstigen gå torrskodd, och att skär, som förr stått dolda under vattenytan, stodo nu högt deruppöfver. ANDERS CELSIUS, Astronomie Professor i Upsala, företog sig att samla till ämnet hörande uppgifter, icke blott från stränderna af Östersjön, utan äfven från Vesterhafvet, och dessa samlade uppgifter intogos i Vetenskaps Akademiens Handlingar för 1743 under titel af: *Anmärkningar om vattnets förminskande så i Östersjön som Vesterhafvet*. — CELSIUS anför deri många exempel på ställen, som förr i mannaminne stått under hafsytan och som på hans tid stodo deröfver. — Dessa uppgifter voro olika från skilda ställen, och vi skola snart se, att de *måste* så vara; men på den tiden kände man

icke orsaken dertill. — CELSIUS menade derföre, att han corrigerade de i hans tanka påtagliga felaktigheterna i några af uppgifterna och kom sanningen närmast, om han tog ett medeltal af dem alla — och just häri kom han att begå ett misstag. Han kom på denna väg till det resultat, att hafsvattnet fallit på 100 år 45 geometriskt tum eller $4\frac{1}{2}$ fot, på 500 år $22\frac{1}{2}$ f., på 1,000 år 45 fot, på 2,000 år 90 fot o. s. v. Och han drog häraf slutsatsen, hur landets Geografi såg ut, då PYTHEAS för 2,000 år sedan besökte vår Nord. Han anmärkte också, att om man besinnade detta, skulle man kanhända ej hålla för så orimligt en stor del af det som förekommer hos de gamla utländska Geograferne och uti våra egna Sagor, om detta lands fordna belägenhet; man skulle finna, att man då (nemligen för 2,000 år sedan) kunnat gå sjöledes från Botniska viken öfver Finland till Hvita hafvet.

Denna CELSIUS som det syntes noggranna beräkning af den successiva vattenminskningen autog DALIN, och lade den till grund för tideräkningen i sin äldre *Svenska Historia*, och han slöt deraf, att vid Christi födelse stod vattnet i Nordens haf och sjöar 78 fot högre än på DALINS tid (d. v. s. kring medlet af förra seklet).

Om vi nu uti Vetenskapens närvarande ljus granska denna CELSIUS och DALINS teori, så finna vi deri åtskilligt riktigt och sannt, men åtskilligt oriktigt; hvilket sednare har sin grund deri, att man på den tiden icke kände den egentliga orsaken till det ständigt ändrade förhållandet mellan land och haf. Också fick DALIN för sin vattenminskningsteori uppbära mycket klander både af fornforskare och andra. Rikets Ständer voro samlade till Riksdag här i Stockholm 1747¹³. Ett Riksstånd fann sin pligt fordra att till öfverläggning upptaga vattenminskningssatsen (som det då kallades) och att genom ett formligt betänkande förkasta den¹⁴. Det var, som man ser, en protest mot vattnets sjunkande i Östersjön. Men vattnet i Östersjön fortfor dock att sjunka och sjunker ännu, oakadt alla protester. Det vore eljest icke så illa, om man kunde påhitta något medel mot detta östersjöytans fallande, hvilket redan skall ha vållat, att åtskilliga i granskapet af Mälaren på pålverk bygda hus här i Stockholm börjat visa remnor, derigenom att pålverket, som förr skyddades under vattenytan, blifvit blottadt och ruttnat bort. — Men naturen går sin jemna gång till sin utveckling och bekymrar sig aldeles icke, om derunder en och annan fördom säras, eller en och annan mur ramlar.

Hr. DALIN lät också icke afskräcka sig; han upptog stridshandsken och vederlade innehållet af Ståndets betänkande, i 2:dra delen af sin *Svenska Historia*, utgifven samma år 1747¹⁵. Derefter hördes ej mera deraf. Men några år derefter framkom BROVALLIUS, Biskop i Åbo, med en större afhandling, under namn af: *Betänkande om vattenminskningen*. Sth. 1755, hvori han med mycken beläsenhet och lärdom söker vederlägga den förhatliga *vattenminskningssatsen*. Och BROVALLIUS anses af mången hafva grundligt utredt ämnet. Likväl, om man nu efteråt, sedan striden slutats, genomläser BROVALLIUS afhandling, skall man visserligen deri finna mycken beläsenhet och äfven skarpsinnighet; men ej den lugna opartiskhet, som fordras, för att behandla ett så rent naturvetenskapligt ämne. Frågan upptogs emellertid

af många bland den tidens vetenskapsmän. LINNÉ, WALLERIUS, KALM, HÅRLEMAN m. fl. utvidgade och bekräftade, genom nya rön, CÆLSII uppgifter. — Major HELLANT i Torneå hade iakttagit, att många ställen, dem han i sin barndom sett betäckta af vatten, utgjorde under hans ålderdom gräsrika ängar; lemningar af en skuta, dem hans far sett ligga i hafsvattnet, lågo nu ett långt stycke upp på landet. För att anställa iakttagelser öfver vattenminskningen, testementerade han en liten penning-summa till Vetensk. Akad:n i Stockholm. Med anledning häraf blefvo märken inhuggna i klippor, som på flera skärgårdsstränder och öar rakt nedstego i hafvet, för att erfara, om vattnet tid efter annan sänkte sig derunder. Äfven CÆLSIUS hade redan på sin tid låtit inhugga sådana märken på flera fristående klippor — och dessa efterdömen följdes sedan af flera t. ex. SCHULTÉN, BRUNKRONA och andra.

Emellertid hade, under den strid som pågick rörande vattenminskningen, Profess. TORBERN BERGMAN förklarad, att vattnets absoluta minskning på jorden var omöjlig, äfven som han upplyste, att ställen gifvas, som bevisligen för 2—3,000 år sedan varit sjöhamnar och äro det ännu, och att således någon allmän sänkning af hafsytan icke funnes; och WARGENTIN (Vet. Akad:ns då var. Sekreterare) yttrade, att förhållandet, sådant det här i Sverige blifvit iakttaget, bäst kunde förklaras genom den fasta vallens småningom skeende höjning öfver vattnet; men tiden var ännu icke mogen för en så stor och för vetenskapen följdrik sanning. Man betraktade jorden som en död klump, utan all inre rörelse och man ansåg derföre WARGENTINS yttrande för en förflugen hypotes. Det gläder mig emellertid kunna nämna, att det var en Svensk naturforskare, som först gaf en riktig förklaring öfver denna Nordens naturmärkvärdighet. Flera sidor af den geologiska vetenskapen skulle först bearbetas, innan denna idé kunde fattas. Långt sednare gaf Engelsmannen PLAYFAIR i sina *Illustrations of the Huttonian theory* (1802) samma förklaring öfver fenomenet som WARGENTIN. Men den, som bestämdast och följdrikast uttalade denna förklaring, var LEOPOLD VON BUCH, en af Tysklands och samtidens utmärktaste Geologer, efter att hafva gjort en resa genom Norrige och Sverige, hvaröfver beskrifningen utkom i Berlin 1810. Efter den tiden började uppmärksamheten mer och mer äfven utomlands fästas på detta märkvärdiga fenomen.

Två af Vetenskaps Akademiens Ledamöter härstädes, Lotschefen Öfverste BRUNKRONA och Öfverstlöjtnant HÄLLSTRÖM företogo åren 1820—21 en mängd hit-hörande undersökningar längs kusterna så väl af Östersjön som Vesterhafvet, äfvensom flera nya märken då inhöggos. Berättelsen om dessa undersökningar finnes införd i Vetensk. Akad:s Handlingar för 1823. — Jag bör icke trötta med att uppräknas dessa mångfaldiga med matematisk noggranhet gjorda mätningar från trakten af Torneå ned mot Skånes kuster och från Halland långt upp åt Bohuslän. Det är tillräckligt att nämna resultatet, som är, att på en gifven tid t. ex. på 100 år höjer sig landet vid Bottenviken kring $4\frac{1}{4}$ fot, till $4\frac{1}{2}$ f. — vid Sandhamn i Stockholms skärgård kring 4 fot; vid Hartsö utanför Nyköping 2 f. 9 t. — på Askö¹⁶ i Östgötaskären kring $1\frac{1}{2}$ fot; på Skallön vid Kalmar kring 7—8 tum. Sydligare har ingen landthöjning förmärkts. Vid Carlskrona, Carlshamn och Sölvits-

borg märkes ingen förändring alls, mellan landets och vattnets ymsesidiga höjd och har icke heller från urminnes tider förmärkts.

Vända vi oss härifrån åt vestra kusten, så märka vi icke heller här någon höjning ända upp till Glumstén ofvan om Falkenberg i Halland; men vid Kånsö utanför Göteborg skall den utgöra på århundradet kring 4 fot; deremot på Koön vid Marstrand ($57^{\circ} 53'$) blott 2 fot¹⁷, och vid Fjällbacka ($58^{\circ} 36'$) äfven kring 2 fot. Vid Strömstad utgör den, enligt anvisning af gamla Fiskare och Lotsar, vida mer; ehuru inga märken med årstal der finnas på klipporna uthuggna. Hvad Norriges kust beträffar ända upp till Nordkap, så finnas derpå talrika bevis för landets höjning, af hvilka jag haft tillfälle att se och undersöka en stor del; och säkert är, att landet vid Nordkap höjer sig vida mer på lika lång tid än vid Östersjön eller Vesterhafskusten. Dock, så vidt jag vet, finnas derstädes ännu inga inhuggna märken med utsatta årtal; men fiskares och andra strandsittares egen erfarenhet och traditioner från deras fäder, bevisa noggsamt, att stark landthöjning der eger rum.

Af alla öfver dessa ämnen på skilda tider och skilda ställen gjorda iakttagelser kunna vi med bestämdhet sluta, att höjningen är i allmänhet, och om vi taga för oss en lång landsträcka, långt starkare i de norra än sydligare trakterna; vidare: att han (om vi utgå från söder) börjar förr märkas på Ostkusten än Vestkusten — redan vid Calmar, men ej stort förr än vid Götheborg — hvaraf man tyckes kunna sluta, att den sker hufvudsakligast i rigtningen af fjällryggen från sydsydvest åt nordnordost. Detta är den hufvudsakligaste höjningen; men en annan synes äfven finnas, som följer rigtningen af de från fjällryggen utgående, från nordvest åt sydost löpande sidoåsarna. Deraf uppkomma undulationer, genom hvilka t. e. olika sidor af en och samma ö höjas olika. Så lärer Tjörns vestkust höja sig starkare än dess östkust; så höjer sig Sandhamn utan för Stockholm kring 4 fot på seklet, men Finlands något nordligare sydkust (enligt Professor HÄLLSTRÖMS i Helsingfors noggranna mätningar) höjer sig ej mer än 2 fot på lika lång tid.

Detta ämne har blifvit så mångfaldigt och så noga undersökt, att jag onödigtvis skulle borttaga för mycket af den inskränkta tiden, om jag företog mig att referera allt hvad härvid blifvit vidgjordt. Jag tillåter mig derföre blott tillägga, att den, som tviflar på dess verklighet, har tillfälle att i skärgårdarna se de vattenmärken med utsatta årtal, som der finnas inhuggna i klipporna, och öfvertyga sig derom, att dessa märken verkligen höjt sig i mån af tidens längd sedan de blifvit inhuggna.

Det är rätt och billigt att ej antaga något som afgjordt, förr än man fullkomligt öfvertygat sig om dess riktighet. Så hafva äfven samtidens utmärktaste Geologer förfarit. Flera af dem hafva varit här för att sjelfva på stället öfvertyga sig om det af våra Landsmän först iakttagna, och genom inhuggna märken till tiden närmare bestämda, storartade naturfenomenet. I detta afseende hafva här varit: LEOP. v. BUCH från Berlin; BRONGNIART och VERNEUIL från Paris, LYELL och MURCHISON från LONDON, DESOR från Neuchâtel m. fl. — Således kunna vi anse

den frågan för afslutad, neml. att Svenska vallen i norra trakterna allt jemnt, ehuru småningom och för stunden omärkbart, höjer sig.

Men nu uppkommer den frågan: sker denna landthöjning jemnt och homogent, eller genom ryckvis inträffade hastiga uppskjutningar och dessemellan stillastående? I förra fallet skulle vi kunna uppgöra temligen säkra chronologiska beräkningar för höjningarna; i sednare icke. — Det sednare har i allmänhet varit antaget; det finnas dock pålitliga data för det förra; — och i detta afseende är *Gudmundsskäret* — en låg granitklippa i hamnen vid Fjällbacka i Bohuslän (under $58^{\circ} 36'$) af en särdeles stor märkvärdighet. Detta skärs geologiska historia är förenad med en religiös tradition, som djupt fäst sig i folkets minne och som derföre är fullt tillförlitlig. Traditionen förtäljer nemligen, att då Lutherska reformationen blef från Norrige införd i Bohuslän 1530, blef en luthersk prest skickad från Christiania till Qville, för att mottaga pastoralvården i stället för den katholske prest, som var der förut och som het *Gudmund*. Innan Gudmund aflägsnade sig, predikade han för sin förra församling, som derefter följde honom till stranden vid Fjällbacka, der han steg i båt för att afsegla till Norrige; men knappt hade seglet hissats och båten kommit ut midt i hamnen förr än den stötte på ett blindskär, som ingen menniska förr märkt till, oaktadt man dagligen och stundligen rott och seglat i denna hamn. Båten kantrade och *Gudmund* omkom i vattnet, i hela församlingens åsyn. Skäret fick häraf namnet Gudmundsskäret, hvilket det ännu i dag bibehåller till minne af händelsen. Detta tilldrog sig 1530; då var sål. skäret ännu ett blindskär och måste ha stått kring 1 aln (= 2 fot) *under* hafsytan, då det kunde komma Gudmunds båt att kantra (förmodligen blåste det starkt den dagen). År 1742 då PEHR KALM, sedermera professor i Åbo, reste i Bohuslän, berättade en 83 års gammal gubbe för honom, att i gubbens barndom, sål. kring 80 år före 1742, således kring 1662, hade Gudmundsskäret *börjat visa sig öfver* vattenbrynet och var så högt deröfver, att man derpå kunde sätta en hatt; således väl kring 8 tum. År 1742 då KALM besökte Gudmundsskäret var det kring 1 aln högt och stort som ett lagom kammargolf; år 1844, således 100 år efter KALM, då jag sist besökte Gudmundsskäret och mätte det med en Diopter, var det 2 alnar 1 tum öfver hafsytan, och dess arealinnehåll öfver 1,000 qvadratalnar.

Således var Gudmundsskäret:

År 1530 då Gudmunds båt kantrade derpå kring 2 fot *under* hafsytan.

År 1662 (och således på 132 år) hade det höjt sig så mycket, att det stod kring 8 tum *öfver* hafsytan, sål. hade det på 132 år höjt sig 2 fot + 8 t., hvilket gör i det närmaste 2 fot på 100 år.

År 1742, då det var kring 2 fot *öfver* hafvet, hade det således på 80 år höjt sig 1 fot 4 tum, hvilket äfven gör kring 2 fot på seklet.

År 1844, då jag mätte det och det befans vara 4 fot öfver hafsytan, hade det således på sista århundradet äfven stigit 2 fot. — Således kunna vi följa denna klippas historia tillbaka i 300 år, och bestämdt inse, att den der-

under stigit kring 2 fot på hvarje sekel, och på hela tiden 6 fot, från att vara 2 fot under hafsytan till att nu vara 4 fot deröfver.

Detta skär är i ett visst geologiskt hänseende en af de märkvärdigaste hittills kända punkter på jorden. Denna sten talar ett bestämdt och klart språk. Den säger oss, att landets grundberg stigit jemnt och homogent under 3 århundraden. Men ännu mer: vi kunna följa landthöjningen tillbaka under ett helt årtusende.

På ön Tjörn i Bohuslän, nära Gunneby och vid en vik af Hakefjorden ligger en slät, mot fjorden något sluttande äng, på hvilken jag 1844 varseblef en rad af låga platta kullar. Jag lät öppna ett par och fann tätt under grässvålen lerurnor jemte brända ben och förrostadt jern. Dessa kullar härleda sig således från hedna tiden, och deras platta utseende på den jemna, åt fjorden sluttande ängen, visar, att de blifvit lagda så nära stranden, att hafsvågen vid högt vatten spolat öfver dem. Och vid slutet af hedendomen lærer det ha varit bruk, på åtskilliga ställen, att begrafva Vikingar i sjelfva strandbrädden. Dessa grafvar ha således legat sedan sista hedna tiden i Bohuslän eller kring 1,000 år. Jag mätte deras höjd öfver hafsytan och fann, att basen af dem låg 12 fot deröfver. Om vi nu antaga, som sannolikast, att de lades 2 fot öfver fjordvattnets medelstånd, — hvilket är nödvändigt, ty hade de legat närmare, skulle de snart ha blifvit bortsköljda af floden; så återstår 10 fot och således har landet här, likasom vid det närbelägnå Marstrand, ej höjt sig mer än 1 fot på seklet och 10 fot på 1,000 år. Således synas icke heller *här* hafva varit några hastiga momentela uppskjutningar.

Vi ha således följt landets höjning tillbaka under *ett* årtusende och visat, att den under denna tid varit jemn och homogen. Men vi kunna följa den vida längre tillbaka i tiden genom många årtusenden, ehuru vi ej med full säkerhet utan blott med mer eller mindre sannolikhet ännu kunna uppgifva några bestämda årtal. Hvad som i synnerhet och med full säkerhet lærer oss, att vår Svenska jordvall under mångfaldiga årtusenden varit stadd i samma rörelse, hvori hon ännu under våra ögon fortgår, äro de talrika snäckbankar af alldeles samma slags skalldjur: musslor, snäckor o. s. v., som ännu lefva i hafven vid kusterna och hvilka nu ligga på bergens afsatser, lyftade deröfver till flera hundra fots höjd. Att de tillhöra samma arter som de lefvande, bevisar, att lyftningen från det ställe, der de ligga, skett under den nu pågående verldsperioden och sedan vår jord och vårt Sverige fått sina nuvarande organiska alster. — För att visa hela vigten af de bevis, dessa skalbankar lemna oss, anser jag mig böra omnämna följande: år 1824 gjorde Baron BERZELIUS från Stockholm och Professor BRONGNIART från Paris en geologisk resa tillsammans från Skåne till Norrige. Litet söder om Uddevalla går landsvägen öfver och emellan några granitberg, Kapellbackarna, vid hvilkas lodrätta sidor väldiga massor af skalbankar ligga nedbäddade på en höjd öfver hafvet af något mer än 200 fot. Här gjordes då den intressanta iakttagelse, att icke blott mussleskalen ligga orubbade i fullkomligt horisontela lager, alldeles så som de sjunkit till botten då djuret dött, utan äfven den ännu mer slående iakttagelse, att skalen af *Lepader*, *Balaner* o. d. hafsdjur ännu sutto fastväxta på samma klippa, der de som lefvande

fastgrott *under* hafsytan; och nu var samma klippa lyftad ur hafvet till en höjd af 200 fot. — Samma fenomen har äfven jag sett sedermera både vid Uddevalla och på andra ställen i Bohuslän; ty sedan en upptäckt *en* gång blifvit gjord, är den ej svår att repetera. Jag har äfven sett lösa kiselstenar, hvilka bilda horisontela råsår eller bäddar högt upp kring bergens toppsidor, som påtagligt en gång varit strand, och på dessa rundslipade kisar har jag äfven sett *Lepader* fastsitta, men så löst, att de oftast föllo af, då jag upptog stenen på hvilken de sutto. Detta allt bevisar, att de blifvit upplyftade i fullkomligt lugn och att de från årtusenden legat helt stilla ända tills jag tog uti för att upplyfta dem. Hade några våldsamma uppskjutningar och skakningar egt rum, så skulle icke sådana fenomen visa sig, som dem jag här omnämnt.

Ett annat bevis, att dessa Bohuslänska skalbankar blifvit i lugnt och orubbadt skick, och långsamt upplyftade ur hafvet, är äfven följande fynd i en sådan skalbank: År 1842 utgräfdes och bortfördes lassvis som vägfyllning en mängd skal af en större skalbädd vid komministersbostället Rö, i Bro socken på Stångenäs, ungefärl. 58°, 25' och således något söder om Fjällbacka. Sedan man kommit ett stycke ned i skalbädden, fann man der 2:ne mennisko-skeletter¹⁸, hvilka lågo i ställningar, som tydligt visade, att de ej blifvit begrafna i snäckbanken, men drunknat i hafvet och kommit att ligga på hafsbottnen på snäckbanken, hvilken småningom genom allt fler snäckor kommit att öfvertäcka dem. Det ena låg med hufvudet något lägre än med benen, och det ena benet var kastadt åt sidan och knäet krökt. Det andra skelettet hade ett annat läge. De lågo nära sammans med hufvuden, men kropparna bildade med hvarandra en vinkel. Allt detta bevisar, att de icke blifvit begrafna der, utan drunknat i hafvet, då detta stod öfver snäckbanken. En känd fornforskare, Pastorsadj. HOLMBERG, som var med, då skeletterna upptogos, har försäkrat, att skalbädden låg alldeles orubbad öfver dem; och detsamma kan jag också intyga; ty jag reste till stället och såg, der man gräft sig in på sidan af den grop, ur hvilken skeletterna blifvit upphemtade för att uttaga ena fotens ben, att de horisontela lagern af musslor och andra skal lågo helt orubbade. (NB. Begge cranierna förevisas.) Detta fenomen står icke isolerad; man har på ett par andra ställen i Bohuslän funnit människoskeleter i snäckbankarna, hvilka der förvaras oförstörda, likasom i Skånes torfmossar. Äfven i England finnas ur hafvet lyftade snäckbankar, och äfven der har man en gång uti en sådan funnit ett människoskelet inbäddadt, hvilket Baron BERZELIUS omtalar i sitt föredrag vid Naturforskarmötet här i Stockholm 1842. (Förhandlingar sid. 56.) Bar. BERZELIUS yttrar sig derom: »Det var så uppfyllt med och omgifvet af snäckor, att det är tydligt, att det icke blifvit deri nedgräfdt, utan var en lemning af en mau, som drunknat, då hafvet ännu stod deröfver, och hvars ben efterhand på sjelfva hafvets botten blifvit omgifne af och betäckte med skalen af dessa snäckor».

Hvad vårt Bohuslänska fynd beträffar, så har jag sedermera erfarit, att man förut i samma stora snäckbank funnit flera människoskeletter, strödda i olika riktningar, så att *der* högst sannolikt en hel skeppsbesättning i forntiden tillsatt lifvet.

— De två cranier jag deraf erhållit äro begge särdeles märkvärdiga. Det ena är af samma form, som tillhör den gamla Irländska stam, hvilken räknar sig sjelf till *Milesian family* och påstår sig traditionsvis veta, att den är kommen från Orienten. Märkvärdig är också likheten mellan detta hufvud och ett phoeniciskt¹⁹ ur en katakomb på en ö i Medelhafvet. — Det andra hufvudet är af en helt annan folkstam. Det tillhör den stam, som att sluta af de fynd, hvilka blifvit gjorda med samma cranii form, af hvilka jag har åtskilliga exemplar från skilda trakter, var den menniskostam, som först började odla Sverige genom att bränna skogshult och hacka jord. Men ingendera af dessa tillhör den första stammen af vilda Jägare, som utgjorde landets äldsta Ur-inbyggare, hvaraf jag framdeles äfven skall förevisa cranier. — Den snäckbank vid Rö, hvori dessa skeletter funnits, ligger på en temligen anseelig höjd öfver hafsytan. Jag hade intet instrument med mig att mäta höjden, då jag besökte stället; men att sluta af ögonmättet, är jag alldeles säker, att det åtminstone ej var mindre än 50 fot. Om vi nu antaga, att höjningen sker här, likasom vid Fjällbacka, nemligen 2 fot på hvart sekel, så har en tid af omkring 2,500 år försvunnit, sedan denna snäckbank låg i hafvet. Och således skulle dessa människor ha lefvat här i Bohuslän omkring 650 år före Christus. Men man finner lätt, att all uträkning häröfver är och måste blifva osäker, så länge man dels ej noga känner ställets höjd öfver hafvet och dels ej noga vet, hur mycket denna särskilda trakt af landet lyftas på en gifven tid. Men säkert anser jag det vara, att om man uthugger ett vattenmärke i strandbrädden af den granitklippa, på hvilken skalbädden vilar, så skola våra efterkommande om 40—50 år genom att undersöka, huru mycket klippan under tiden höjt sig, med bestämdhet kunna beräkna, huru lång tid förflutit, sedan dessa människor lefvat der i landet. Detta antagande beror naturligtvis derpå: 1) om jordvallens stigande sker jemnt och alltid lika på lika lång tid, och 2:do) om jorden hädanefter likasom hittills fortsätter sin utvecklingsgång. Hvad förra frågan beträffar, så ha vi följt jordstiguingen tillbaka redan i 300 år — och i 1,000 år — och funnit, att den derunder varit jemn och likartad. Hvad den sednare beträffar, skall jag derom hädanefter yttra några ord. Jag ville blott här uttala den öfvertygelsen, att vi genom fortsatta forskningar och många på denna väg samlade rön, skola med tiden få en klav för en säker tide-räkning, som går vida längre tillbaka än både Historia och Tradition.

Vi ha vida högre liggande skalbankar, än den nu ifrågavarande. Den högsta, som blifvit mätt²⁰, vid sjön Stora Lee i Dalsland, ligger enligt HISINGER 343 Sv. fot öfver hafsytan och förutsätter således en mycket lång tid, sedan han utgjorde strand. Äfven här längs Östersjöns kuster ligga på mångfaldiga ställen snäckbankar; men dessa utgöras af helt andra arter eller former än de vid Vesterhafvet. De utgöras af samma arter och merendels af samma former, som ännu lefva i Östersjön, och detta bevisar, att landet under en lång följd af år stigit äfven på denna kust, sedan Östersjön fick sina nuvarande snäckor och musslor. De högsta hit hörande lager²¹ man känner äro de som ligga vid Södertelge på den s. k. Blåbacken, på en höjd af omkring 95 à 100 fot; vid Upsala ligga de kring 80 fot högt i Slottsbacken.

Här i Stockholm vid Brännkyrka, på samma grus och stenås som Observatorium ligger, såg jag 1830 tecken till en sådan Östersjösnäckbank. Att en dylik ligger vid Solna och på flera ställen, är bekant.

En anmärkning, som här torde ha sin plats, är, att ehuru talrika snäckbankar finnas både vid västerhafvets och Östersjöns stränder och sprida sig från begge sidor djupt in i landet, nemligen från Östersjön ända in vid slutet af Mälaren mellan Torshälla och Arboga (eller ännu bestämdare mellan Smedby och Kungsör) och från Vesterhafvet ända långt in i Dahlsland vid sjön Rogvarpen och Ånimmen; så finnas de dock ingenstädes blandade, dessa snäckor från Vesterhafvets och Östersjöns bassiner, utan ett högre land ligger allestädes mellan dem. Då Östersjöns vattenyta stod 100 fot högre än nu d. v. s. då Snäcklagren vid Södertelge nedbäddades, utgjorde visserligen Hjelmaren, som ligger 80 fot öfver hafsytan, äfven som Mälaren utgör ännu, en vik af Östersjön; men vester om denna vik var ännu ett högt land, som skilde den från Venern, hvilken ligger kring 250 fot öfver hafvet och således 170 fot öfver Hjelmaren och 150 fot öfver Östersjösnäcklagret vid Södertelge. Då landet erhöll sin första till närvarande verldperiod hörande Fauna, hvars första alster voro musslor, snäckor och Lepader, låg der således redan en landtrygg mellan Östersjön och vesterhafvet; och om denna under en föregående tid varit betäckt af hafvet, så har detta då varit af någon orsak så beskaffadt, att deri inga djur kunnat uppkomma; ty på denna landtrygg finna vi intet spår efter hafsalster från denna gamla tid; den utgör demarcationslinien mellan Vesterhafvet och Östersjöns äldsta postdiluviana Faunor. Men jag kommer längre fram att något mer vidröra detta ämne²².

Sedan vi nu betraktat landets småningom skeende höjning åt norr, och sett, att det alls icke visar spår till höjning söder om Calmar vid Östersjökusten eller söder om Morup i Halland vid vesterhafvet, så begifva vi oss derifrån längre åt söder, der vi finna talrika bevis för en motsatt rörelse i jordytan, nemligen att den småningom *sänker sig* under hafvets niveau. Naturligtvis skall denna sänkning vara mest märkbar vid Skånes sydspets, som ligger mest aflägsen från indifferenspunkten eller axeln, der hvarken höjning eller sänkning märkes; och vid Skånes sydspets har sänkningen också mest blifvit iakttagen²³.

Första anledningen härtill var, att LINNÉ i sin Skånska resa, som förrättades 1749, bestämde ett vattenmärke vid hafskusten nedanför Trelleborg. Der står en hög sten, som för sin form kallas *Stafstén* och som blifvit märkvärdig derigenom, att traditionen förmäler, att Carl XII, då han efter sin äfventyrliga färd från²⁴ Turkiet, från Stralsund seglade öfver Östersjön på en fiskarebåt, landade vid denna kust den 13 December 1715 och vid denna sten skjulde sig för en regnskur. Som stenen auses för ett minne efter Carl XII, har den blifvit lemnad orörd af allmogen. LINNÉ mätte dess afstånd från närmsta strand åt Söder, och, som han uttryckligen säger, »på det att efterverlden må kunna dömma om antingen vattnet stiger eller faller». LINNÉ fann afståndet mellan stenen och stranden vara 357 ³/₄ alnar. År 1836 och således 87 år efter LINNÉ, mätte jag afståndet från samma

Stafstén till stranden och fann det ej vara mer än 167 alnar. Afståndet hade således på 87 år minskats med 190 alnar. I förra månaden under innevarande år och kort före min afresa hit, mättes åter på min anmodan afståndet från Stafsten till stranden och befans nu ej vara mer än 160 alnar. Således hade det på de sista, ej fullt 11 åren minskats med 7 alnar, hvilket är så mycket märkvärdigare, som stranden nu är temligen hög och synes hård af stenbrockor och dylikt. Men mätningen är så mycket mer pålitlig som den gjordes 2:ne gånger och med största noggranhet. Således har hafvet på denna kust under de sista 98 åren inkräktat 197 alnars bredd, hvilket i medeltal gör 2 alnar om året²⁵.

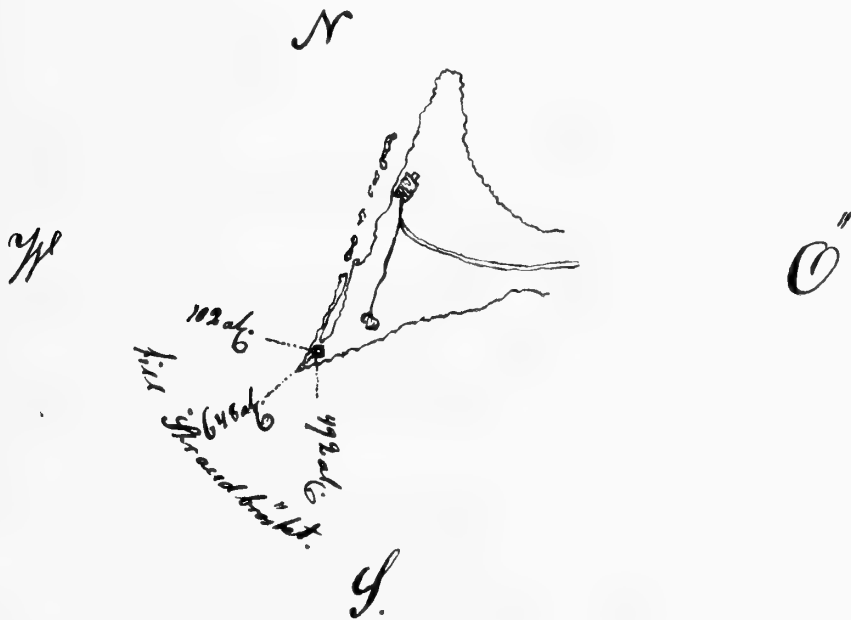


Fig 1. Kartskiss visande Falsterbo fyrorns avstånd till stranden år 1847²⁶.

Gå vi vidare fram till sydvestra udden af Skåne vid Falsterbo, så träffa vi der samma fenomen, och som det synes i ännu högre grad. År 1841 mätte jag afståndet från Falsterbo fyr torn till närmsta strandkant åt vester och fann det vara 129 alnar. Förleden sommar (1846) och således efter 5 år besökte jag åter Falsterbo fyr, mätte afståndet derifrån i samma riktning som förra gången och fann det vara 109 alnar. Således hade afståndet på 5 år minskats med 20 alnar, hvilket i medeltal gör 4 alnar om året. Fyrmästaren visade mig några tillhuggna kalkstenar, hvilka han haft liggande på jemna marken mellan strandbrädden och fyren och hvilka han flera gånger måst flytta närmare fyren på det att de ej skulle bortvräkas af hafvet. Än mer²⁷. Sedan jag kommit hit till Stockholm, har jag i Sjöcharte archivet härstädes benäget erhållit kännedom om en kustcharta, som blifvit upprättad år 1813. På den står fyren utsatt 246 alnar fr. vestra stranden. Nu är afståndet, som ofvan nämndes, 109 alnar, och således har afståndet mellan

vestra stranden och fyren på 34 år minskats med ej mindre än 137 alnar, hvilket likaledes gör i medeltal 4 alnar om året. Att mätningarna för aftagandet under de förra 38 åren fr. 1813 till 1831²⁸ slå så noga in med distancens aftagande under de sednaste 5 åren från 1841 till 1846, är blott en besynnerlig tillfällighet; ty enligt fyrmästarens intyg utgräfdes stranden af hafvet ovauligt starkt under förra året. Således framtränger hafvet, inom 28 år ända till fyren, och det är fara värdt, att det snart derefter förstör den kostbara byggnaden, om ej i tid en stendam blir lagd till dess skydd²⁹.

Men allt detta torde ännu icke anses för tillräckliga bevis på södra Skånes småningom skeende sänkning under hafvet. Man kan invända, att hvad hafvet eröfrar på ett ställe, det lemnar det ifrån sig på ett annat, så att om utskärningar ske på *en* fläck af kusten, så ske tillandningar på en annan. Detta inkast är ganska riktigt: ty så förhåller det sig verkligen; men så *måste* det också förhålla sig äfven om en småningom skeende sänkning verkligen eger rum af ett löst land, sådant som detta; då det utskäres vid den fritt utstående strandbrädden, måste tillandning ske i de lugna grunda vikarna.

Om vi föreställa oss, att strandbrädden, vid en påkommen stark storm, sjunkit litet sedan sista lika starka storm, så hinna det i häftig rörelse varande vattnet, som med våldsamma slag vräker sig mot stranden, något litet längre upp än förra gången; det lösrycker då något mer lös jord, grus, sand, lera och småsten från stranden. Den sålunda lösryckta jorden fattas af den i häftig rörelse varande vågen, hon kastar den af och till, slammar och upplöser den; de gröfre partiklarna: sten, grus och dylikt, falla förr till bottnen; de finare: fin sand, lera, matjord och dylikt, uppehållas längre i vattnet, som förer dem till ett annat ställe af kusten, till någon vik, och då stormen lagt sig och vattnet blir lugnt, fällas de till bottnen, — och då vattnet drager sig tillbaka, ligga de der och bilda ett nytt lager. Så är äfven händelsen med tång o. d. Strandväxterna fälla deri sina frön eller utskjuta sina rötter och bilda en grönsväl, som, då nästa öfversvämning kommer, blott tjenar att fasthålla än mera af de *organiska* ämnen och den lösa jord, den medför. Häraf inser man lätt, att äfven vid en lös kust, som småningom sjunker, skall tillandningar ske i de flacka, lugna vikarna. — Så har en jordbrukare, som bor vid Fogelviken i granskapet af Stafstén, under 30 års tid vunnit en egotillökning af ett par tunnland ur hafvet. Om här icke funnos andra bevis än de nu anförda för Sydskånes småningom skeende sänkning, så skulle jag, ehuru påtagliga de än kunna synas, likväl tveka att anföras dem som ovedersägliga och fullt afgörande, men här finnas flera andra och dessa skall jag i korthet omnämna.

I alla städer och köpingar vid Skånes södra kust träffas vid gräfning i jorden stenlagda gator, som ligga 2—3 alnar under den nuvarande gatau och af hvilka de lägsta merendels ligga i niveau med hafsytan eller föga deröfver. I Trelleborg har jag erhållit fullt öfverensstämmande uppgifter derom på vidt skilda tider, då jag der varit, och bekräftade af många olika personer. Samma fenomen såg jag

i Malmö för några år sedan i närheten af hamnen der som gräfdes för grund till en större byggnad. Der träffades äfven en stengata på 3 alnars djup under den nu varande, ehuru denna ej ligger högre än att hafvet kort förut, vid en hög flod, stigit upp öfver den. *Vidare*: Under vintren, då högt vatten inträffar, sker ej sällan så väl i Trelleborg i vestra delen af köpingen som i Skanör, att vattnet går in i husen och att folken måste flytta derur eller upp på vinden, så länge öfversvämningen varar. *Vidare*: Om vintren händer nu ej sällan, att näset mellan Höl-viken och Östersjön öfversvämmas så, att Skanör och Falsterbo, under en och annan dag, komma att ligga på en kringfluten ö. *Vidare*: *Kläppen*, en holme $\frac{1}{4}$ mil från stranden S.W. fr. fyren har till och med på de sednare 30—40 åren betydligt minskats; förr fans en damm med sött vatten midt på holmen; — på förutnämnda Sjöcharta stå utsatta 2 damnar; nu är dammen igenfylld med sand och grus ur hafvet, som i sednare åren tidtals spolar öfver holmen. Att hafvet om senhösten går upp och förstör åkrarna för Skanörsboarna, hörde jag äfven på stället omtalas.

Men alla dessa data kunna måhända ännu ej anses för fullt tillräckliga bevis för södra Skånes småningom skeende sänkning. Vi gå derföre vidare och betrakta de under hafvet sänkta torfmossarna. 1) *Jären* eller *Järabacken*. Så kallas en hög vall eller mindre ås, som mestadels ligger parallellt med hafskusten, dock stundom tätt vid stranden, stundom 100 alnar derifrån³⁰. Man ser spår efter den på hela den egentliga sydstranden af Skåne, från Sandhammaren till ut mot spetsen, Abekås, Kämpinge. Den består af grus, sand och rundslipade kislar, hvilka sistnämnda äro från storleken af ett litet fogelägg till storleken af ett barnhufvud. *Järabacken* eller *Jären* (d. ä. Jädern) är ymsom mer hög och bred, ända till 50 fot hög och 2—300 fot bred, ymsom lägre och afbruten. Kislarna deri bilda ofta lager, hvilka slutta mot Östersjön, hvarifrån den påtagligt blifvit hopvräkt. Den har uppkommit under någon stark öfversvämning och kastat sig öfver landet sådant det då befans. Den har således på åtskilliga ställen kommit att ligga öfver torfmossar, som redan voro bildade, då Jären uppvallades. Att den härleder sig från en mycket gammal tid är säkert; jag har förr ansett den härleda sig från den Cimbriska floden³¹, 200 år före Kristus; men den är äldre. Spår efter en annan öfversvämning, som troligen är efter Cimbriska floden, träffas utanför den. Den stora öfversvämning, som bildat Jären, har utanför Kämpinge gått öfver landet, hvilket liksom hela Skanörs ljung tydligt är en hafsbotten. Men att icke landet här, som i öfra Sverige, blifvit småningom lyftadt ur hafvet, utan hastigt och våldsamt deraf blifvit öfversvämmadt, bevises deraf att på hela detta fält ej fins ett enda spår efter snäckor eller andra organiska hafsalster, som hafvet lemnat efter sig. — Också fins hvarken i Järavallen eller i allmänhet i hela södra Sverige någon enda sådan snäckbank af hafssnäckor, som i det öfra Sverige i sådan mängd förekommer vid kusterna så väl af Östersjön, som vesterhafvet. Deremot har denna uråldriga öfversvämning gått längre in öfver landet och genom sina vågors omotståndliga kraft dit fört med sig och ihjälslagit stora hafsdjur, till och med stora Hvalar, af hvilka

vi uti sanden stundom träffa hela skeletter, stundom spridda ben långt in i landet eller ock närmare strandkanten: 1) Hvalskelet i sanden ett stycke från Ystad 1722, en kolossal Hvalfisk af släktet Balænoptera; 2) En verteber vid Hyby; 3) ett mindre Hvalrefben; 4) Ett skulderblad vid Gammalstorps qvarn på 1500-talet m. fl.³² Hvilken väg ha dessa Hvalar kommit in i Östersjön? Ganska säkert icke genom Sundet, hvilket icke ännu fans, då Jären uppvallades — hvilket jag anser kunna påtagligt ådagaläggas.

Af de torfmossar, som ligga under Järavallen, har jag undersökt åtskilliga. Men innan jag beskrifver våra torfmossar, bör jag anmärka, att *alla* torfmossar utan undantag *bildas i sött vatten*, och således alltid höjda öfver hafvets niveau. Huru detta tillgår, skall jag framdeles omnämna; här torde jag få omtala en af dem, som ligga under Järavallen: Den djupaste af dessa, så vidt jag vet, är den som ligger $\frac{1}{4}$ mil Vester om Trelleborg. Sjelfva torflagret är här 10 fot mäktigt, oakadt tyngden af den väldiga grus- och stenåsen, af hvilken den i årtusenden varit belagd. Torfven är svart, skifrig och i brottet glänsande, således öfvergång till stenkol. I denna torfmosse har jag funnit följande växter: trädstammar, rötter och grenar af tall, björk, al, ek, hassel, vide, asp m. m. Blad af dessa trädslag; talkottar; hasselnötter — stundom i mängd; hängen af al. Dessutom följande *kärrväxter*: Rör, Arundo phragmites; Polygonum amphibium; Equisetum palustre och fluviatile; Hypnum fluitans; En Jungermannia; Calamagrostis lanceolata? Lemningar af flera Carexarter och deras frön. Botanisten finner lätt, att alla dessa äro kärrväxter och tillhöra sumpiga trakter och sött vatten.

Af djurqvarlefvor fann jag deri: skalvingar af Dytiscus marginalis Lin. samt några hinnaktiga fjäll af en fisk, sannolikast en mörtsort (*Cyprinus*).

Men hvad som dervid synes förtjena synnerlig uppmärksamhet är, att man här liksom i stenkolslagret vid Höganäs finner växter *förkolade*, och att sluta af de fina växtdelar, ofta stjelkar af annuella växter, som ligga hela och öfvergångna till kol med samma trådiga textur och glans som brända kol; så ha de undergått denna förvandling *sedan* de blifvit nedbaddade i mossen; och således icke genom eld, utan genom någon annan kemisk process.

Härvid finna vi en stor likhet med stenkolen, der äfven samma fenomen förekommer. Dessutom finnas äfven här verkliga brända träkol, aldeles sådana som de, hvilka ligga i stenkolen och få namn af *Fasriger antrazit*. Dessutom äro trädstyckena merändels hoptryckta och stundom, likasom brunkolen, svarta och glänsande i tvärbrottet.

Således finna vi, att den torfmosse, som ligger under *Järavallen*, ovedersägligen är bildad i sött vatten; ty allt hvad den innehåller, växter och djur, har lefvat i sött vatten eller på landet. Nu ligger dock denna mosse, antingen helt och hållet eller till största delen, *under* hafsbrynet — således måste väl jordytan, der den ligger, hafva sjunkit sedan den bildades.

Jag afvägde förledet 'år, medelst en Diopter, torflagrets förhållande till hafsytan. Af de 10 fots djup, som torflagret har, stodo 2 fot och 5 tum öfver hafvets

niveau och 7 fot och 7 tum derunder. Således ligger den fordna sötvattensbasinen, i hvilken kärrväxter och sötvattensinsekter lefde och torfven afsatte sig i sött vatten, och således *då* var på alla sidor omgifven af land och högre än hafvet — den ligger nu till sin största del *under* hafvets niveau. *Än mer*: Innanför Järabacken är också på flera ställen torfmossar. Den som ligger innanför Jären midt för det stället, der jag mätte, utgör ett kärr, som står oftast mer eller mindre under vatten. Men torflagren i dessa grafvar ligga med botten kring 8 fot *under* hafsytan. För att om våren utleda vattnet ur mossen, har man slagit ett par djupa diken genom Järavallen från mossen till stranden; men det händer ej sällan, då hafsvattnet är högt, att hafvet rusar in genom dikena och fyller mossen med hafsvatten, till mer än 2 fots höjd. — *Vidare*: Utanför denna strand på sjelfva hafsbotten, och 50 à 100 alnar från stranden och på 1 alns djup, ligger äfven en torfmosse, hvars lager har kring 6 fots djup. Jag har äfven undersökt detta och funnit deri samma sötvattensväxter, trä, rötter, löf, m. m. som i lagret under Jären.

Vidare: gå vi litet längre åt vester, till *Skåre* Fiskläge, der hafvet är mer tvärdjupt in vid stranden, så se vi i sjelfva strandbrinken *under hafsytan* ett torfmosslager framskjuta, bestående af samma söttvattensväxter, trä, grenar, blad m. m. som de förra.

Vidare: att bevis för södra Skandinaviens småningom skeende nedstigande i jemförelse med hafvets niveau icke blott finnas vid Skånes sydkust åt Östersjön utan äfven vid Sundet, inhämtas af följande: I *HÅRLEMANS Dagbok*, utgifven i Stockholm 1751 sid. 125 omtalas, att då Ingenieur-Kaptenerne STRUSSENFELT och ARBIN voro sysselsatta med att i Landskrona uppföra fasta murar och vallar, för att utestänga hafvet från de ställen, der nya staden och nya Verken skulle uppföras, och sedan hafsvattnet blifvit uttömdt, funno de »på det från hafvet nu infriade stället till 6 kvarters djuplek under fasta leran» som utgjort hafsbotten, en »sköl» eller flöts d. v. s. ett lager af svart jord (som här kallas matjord) men som tydligt var torfjord, i hvilken lågo rötter af Ek och tall tillika med hasselnötter samt en stubbe af ek; alla träden voro så veke och löse att de såsom vek ost kunde handteras, dock tydligen igenkändes³³.

HÅRLEMAN, som var tillgifven den då rådande *DALIN*'ska vattenminsknings-theorien, fruktar, att den genom ifrågavarande submarina torfmosse kunde få en stöt, efter hvilken den ej mer kunde förmå resa sig. Men, som detta är det enda af honom kända fenomen, som kunde ge anledning till tvifvelsmål om vattenminskningen, så söker han förklara det så godt han kan. Han berättar dock ärligt factum — och nu behöfva vi ingen annan förklaring än den mångfaldiga andra facta lemnat oss, att landets södra del sjunker under det den norra höjer sig. — Men det starkaste bevis för landets sjunkande i denna trakt är dock följande.

Utanför Falsterbo ligger ett långt och bredt grund, som kallas Falsterboref och sträcker sig $\frac{3}{4}$ mil ut från landet sydvest och sydost från Falsterbo och är ungefär $\frac{1}{4}$ mil bredt. Det är deladt i 2:ne grund, af hvilka det ena i S.W. det andra i S.O. med ett djup emellan sig. — På den östliga delen och långt ute

($\frac{3}{4}$ tyska mil från stranden) finnes en fördjupning, en dæld på hafsbottnen, uti hvilken ligger en *torfmossbädd* 14 fot djupt under hafsytan; på somliga ställen är den täckt med sand, på andra icke. Den utgör en vidd af flera, kanske kring 10 tunneland. Man har länge derur uppfiskat trästockar för bränsle i Falsterbo. Jag har derifrån skaffat mig både träd och torf. Träden ha ofta grenar och rötter och bestå af ek, björk, al, fur, asp m. m. Mest finnes ek; furen är mer sällsynt; äfven finnas deri hasselnötter. Torfven är svart, skiffrig; jag har deri funnit och igenkänt följande växtdelar: Blad af *vide*, *Hassel*, *björk*, *asp* m. m. hängen af *al*; (amenter), rötter och stänglar af rörväxten *Arundo Phragmites* i stor mängd, en *Equisetum*, troligen *fluviatile*, vattenklöfver eller Bockblad *Menyanthes trifoliata*; åtskilliga frön, troligen af *Carices* starrgräs. Dessutom äro skalvingar af en *Donacia*, troligen *Menyanthidis*, ej sällsynta; äfven en *Gyrinus*, en *ekstubbe*, som växt vid torfmossbrädden. Således har allt hvad här finnes i torfven, tillhört land och sött vatten — och nu ligger denna torfmosse med sin öfra yta 14 fot under hafsytan och $\frac{3}{4}$ sjömil från närmsta strand.

Det tåler väl nu mera intet tvifvel, att här fordom varit land med sött vatten, att här i forntiden framflutit en bred ström, som fört med sig och hopat i utvidgningarna de många träden; derefter ha utvidgningarna skilts åt och i deras stillastående vatten har torfmossen bildat sig. Derefter har landet sjunkit under hafsytan och dermed fortfar det ännu.

En dylik torfmosse synes äfven ligga på *Bredgrundet* midt emellan Skanör och Dragör; ty derifrån har en svart ek, med rötter och grenar, blifvit, förleden sommar, förd till Falsterbo enligt berättelse på stället³⁴.

Om vi nu sammanlägga alla dessa bevis, så kunna vi väl ej ett ögonblick tvifva, att ju Skandinavieus södra del småningom sänker sig, under det den norra höjer sig.

För att erinra om hela vigten af detta fenomen, den i hafvet sänkta torfmossen, för bedömandet af landets utseende i forntiden, torde mig tillåtas att omtala, huru våra torfmossar bildas. *Torfmossar* träffas äfven hos oss stundom på höjder och sluttningar, der som är källsprång och växterna allt jemnt hållas våta — men om dessa, som dessutom äro obetydliga, är här ej fråga, utan om sådana *torfmossar*, som förekomma på lägre ställen af landet. De ställen der dessa ligga ha, innan och under det torfven i dem nedbäddades, varit öppna vatten, till en början *floder*, större eller mindre, hvarföre också våra många torfmossar i Skåne vanligen ligga i rader, — och åtskilliga bära ännu namnet *Åmåsen* till bevis på deras ursprung. Föreställom oss en flod, som går genom ett landskap, beväxt med skog och bestående af lös jord, sand, grus och lera. Om våren vid flodtiden ökar sig vattenmassan, strömmen i de trängre delarna blir starkare och våldsamt; den skär sig in på sidorna och undergräver brinken, som störtar sig ned i strömmen med allt hvad derpå fanns, träd, buskar, löf, ollon, nötter och gräs. Jorden upplöses i vattnet, dess tyngre partiklar: Stenar, kislar och grus falla förr till bottnen och bli liggande, strömmen får ej makt med dem och om de dämna fårau, öppnar

floden sig en väg åt sidan genom att utgräfvat än mer af sina lösa brinkar, men leran som upplöses i finare partiklar hålles upplöst i vattnet och föres af strömmen ned i en utvidgning, der vattnet är lugnare; här fälles leran småningom till botten och bildar tid efter annan ett mer eller mindre djupt lager af fin ofta blå *lera*. De träd och buskar som nedstörtat i strömmen nedfördes af denna i närmsta utvidgning, der strömmen ej mera löper rakt fram utan bildar en hvirvel och går i kretslopp (åtminstone) på ytan. Allt hvad som flyter på vattnet måste således följa detta kretslopp. På detta sätt flyta träden med sina rötter och kronor kring; kronorna tagas lättare af strömmen, som är starkast på ytan, och ligga derföre framåt, rotkorgarna, som äro tyngre och gå djupare, komma efter. Så flyta de kring, tills de bli så vattendruckna, att de sjunka till botten; och på detta sätt hopas träd af olika slag, samt buskar, qvistar, rötter m. m. i utvidgningarna. De bli vattendruckna, mjuka och derföre af tyngd lätt hoptryckta. Småningom tillspärras den smala strömfåran mellan utvidgningarna, och dessa blifva bassiner med stillastående vatten. I dessa vatten komma lätt djur, antingen om vintren genom vakar, eller vid strömtiden genom forssen — äfven människor — jägare, fiskare med deras redskap kunna komma i dessa öppna vatten. Från en öfver vattenytan om sommaren uppstående gren eller dylikt börjar en vegetation utväxa öfver vattenytan åt alla håll. Sådana börjande vegetationspunkter kunna finnas flera. Denna ökas mer och mer; derifrån nedsjunka alltjemnt multnade partiklar, botten höjes derigenom, täcket utvidgar sig mer och mer. Af det fällda blir torf. Hvad som fälles i vattnet af blad från de nära växande träden, ormbunkar, som växa vid brädden, afblåsta eller ruttnade trästammar, som falla ut i vattnet eller i kärret — allt blir torf. Det blir kärr och derpå växa kärrväxter: *Equisetum fluviatile*, *Arundo Phragmites*, *Menyanthes trifoliata*, *Carices* etc. etc. *Iris*, *Typha* etc. Omsider finnes blott vatten vid bräddarna; slutligen sträcker sig täcket äfven dit. Men *under* det står ännu vatten. Går man ut på detta täcke, så gungar det, och körer man en stake ned derigenom, så uppspringer vatten. Detta förhållande är känt af hvarje Bekassinjägare. Omsider räcka täcket och botten äfven här hvarandra, och mossen är färdig.

Slutsatser: Således: då en så stor torfmosse kunnat bilda sig der ute i nuvarande haf, måste der fordom ha varit en stor och bred flod³⁵, och således ett stort land, genom hvilket den flutit. — Der Bredgrundet är, måste ha varit likaledes land.

Således ha vi sett, att norra Sverige stiger, södra sjunker — att stället, der ingen rörelse märkes, är nedanför Calmar och Morup; *axeln för basculrörelsen*³⁶ ligger från trakten mellan Carlskrona och Carlshamn öfver landet till trakten mellan Halmstad och Laholm. Om vi nu antaga, som vi måste; ty det grundar sig på erfarenhet, att axeln är den som nämndes, så ha vi derifrån till Luleåtrakten vid bottenviken i rigtningen af fjällryggen 10 grader; der är höjningen 4 $\frac{1}{4}$ fot = 54 tum på 100 år; från samma axel till sydspetsen ha vi något mer än 1 grad, der skulle således sänkningen vara kring 6 tum på 100 år, och således skulle mossen

i hafvet ha varit i vattenbrynet för 2,800 år sedan, och för 3,000 år sedan varit omgifven af land. Detta är snarare för *litet* än för mycket tilltaget. Men säkert är dock i alla fall, att under en aflägsen forntid var land på dessa fläckar af jorden mellan Skåne och Tyskland, der nu är haf, och Skåne var således den tiden landfast med södra Tyskland och Danska öarna ³⁷. Däröfver kunna vi till och med blott genom zoologiska fenomen lätt öfvertyga oss: Bos Urus — Bison &c vildhästen — vildsvinet — Ursus spelæus — Elgen, Råbocken, hjorten — Dessutom Gräflingen, Hasselråttan, Igelkotten, Mullvaden &c Flodsköldpaddan ³⁸.

Flera svankningar i samma trakt.

| | |
|--|----------------------|
| Öfvergångbergspetrifikaternas höjd vid Bjärsjölagård | 320 f. |
| Röstånga troligen | 350 f. |
| Jura (dess djup vid Höganäs 50 famnar) | 300 f. ³⁹ |

3:dje Lectionen d. 15 maj 1847.

Under sista föredraget afhandlades Skandinaviska vallens ännu fortfarande höjning i norra och sänkning i södra delarna af landet. Detta märkvärdiga fenomen, som först och noggrannast blifvit iakttaget här, eger dock rum äfven i många andra länder, och i lika hög grad som hos oss — ja till och med på somliga ställen i ännu högre grad. Englands vestkust visar spår efter större höjningar än Skandinavien, nemligen bankar af fossila ännu lefvande arter af hafsmusslor, ända till 1,000 fots höjd öfver hafvet. I norra Ryssland, från Hvita hafvet och mer än 30 sv. mil inåt landet, vid Dvina floden, träffas bankar af musslor, hvilka LYELL anser höra till samma arter som de vid Uddevalla i Sverige. Ännu långt östligare i Petschoradalen finnas de äfven. — I hela Amerika, så väl i norra som södra, finnas talrika bevis för landthöjningar. DARWIN har iakttagit många ännu betydligare än de Skandinaviska, och såväl på Atlantiska som Stilla Hafvets kuster ända ned till Eldslandet. Sänkningar äro svårare att iakttaga än höjningar; de finnas dock tydligen, och om man rätt besinnar saken, kan man ej gerna tänka sig höjningar utan att äfven tänka sig sänkningar mellan dem. Så är det af gammalt allmänt bekant, att den så kallade bernstenskusten vid sydstranden af Östersjön, allt jemt skäres ut af hafvet; så veta vi, att Pomerens nordkust sänker sig likaså väl, som Skånes sydkust. Vid Greifswald ligger en torfmosse, som hafvet tidtals går öfver, så att den bildar en hafsvik. Att Belgiens kuster småningom sänka sig, är väl äfven temligen troligt. LYELL har anmärkt sänkningar i Amerika. På andra ställen i samma verldsdel har han anmärkt svankningar d. v. s. både höjningar och sänkningar under nuvarande verldsperiod. I Lorentzodalen trodde LYELL sig vara här i Sverige eller Norge — så stor likhet fans. Snäckbankarna ligga der till 500 fots höjd. Han samlade der en mängd fossila snäckor af samma arter, som dem han tagit vid Uddevalla. Således finnas dessa samma snäckor fossila på en *vid* sträcka af jorden: i Canada, i Sverige, vid Dvina och i Petschoradalen. Vi kunna taga för temligen gifvet, att samma fenomen af höjningar och sänkningar, som träffas på Skandinavien, förekomma på hela det bälte, som förut visats nu vara uppe öfver hafsytan på vår jord.

Jag har längre tagit uppmärksamheten i anspråk för detta naturfenomen, än jag måhända synes hafva bordt göra; men anledningen dertill har varit den, att

jag anser detta naturfenomén redan *vara*, och ännu mer, sedan det hunnit närmare iakttagas, *blifva* en af de säkraste grundvalarna för all sund och sansad Geologi⁴⁰.

Utan några våldsamma naturrevolutioner, hvilkas existens icke kan bevisas; utan någon inflytelse af kometer eller andra utom jorden liggande himlakroppar, hvilkas inblandning i jordens fysiska angelägenheter icke heller kan ådagaläggas; utan att antaga polernas ändring, *så*, att æquatorn fordom skulle ha varit i grannskapet af nu varande polen — hvilket jordens afplattning vid polerna förbjuder att antaga; utan alla dessa hypoteser, och blott genom att följa verkningarna af de naturkrafter, som ännu under våra ögon äro verksamma, nemligen de förändringar i fördelningen af land och haf, som derigenom småningom måste åstadkommas, kunna vi förklara alla de fenomen, som visa sig för oss på jorden. Vi kunna derigenom förklara det eljest oförklarliga fenomen, att t. e. tropiska växter, *Cycadéer* och *trädlika ormbunkar* ligga fossila i Skåne vid Hör, och att Elefanter och Noshörningar ligga inbäddade i Siberiens ismassor.

Genom dessa småningom och för stunden omärkbara, men under en lång jordperiod högst betydliga, förändringar i fördelningen af land och haf på vårt klot, måste nemligen ett högst olika klimat på samma ställe af jorden, på samma latitudsgrad, uppkomma. För att för ögat göra detta rätt åskådligt, har jag här efter Geologen LYELL framställt två idéella eller imaginära jordglobes med ytterst olika fördelning af land och haf. Ingendera af dem är, som man ser, sådan som den nuvarande; men man finner lätt, att det åtminstone är tänkbart, att, med de naturkrafter, som dagligen och stundligen verka under våra ögon, fördelningen mellan land och haf en gång kan blifva eller en gång har varit sådan, att den hufvudsakligen liknar *en* af dessa d. v. s. att största massan af land uti *en* verldsperiod kan ligga långsät grannskapet af æquatorn, uti en annan i polartrakterna. LYELL här föreställt saken *så*, att samma länder, som nu äro uppe, ha fått sitt läge under en annan latitud än nu. Så kunna vi väl icke föreställa oss, att det någonsin varit; men väl, till följd af den redan inhemtade erfarenhet om ländernas småningom skeende höjning och sänkning, *så* att den yta af jorden, som under *en* verldsperiod utgör *haf*, utgör under en annan *land*. Det är naturens stora circulationsbruk och synes vara *så* af en allvis Skapare inrättadt, på det hvarje fläck af jorden skall i sin ordning tjena till boning för lefvande varelser. Vi böra ej föreställa oss, att ländernas gränser äro de samma under skilda verldsperioder, tvärtom kunna vi bevisa, att de varit olika. Så har axelu för Skandinavien sista sänkning ej legat der han nu ligger, ty trakten vid Carlskrona sjönk då. Blevne nu fördelningen sådan, som på den sistnämnda, så skulle jorden öfver allt blifva kall och nära nog isbetäckt; blevne fördelningen sådan som på den förstnämnda, så skulle öfver allt blifva ett varmt klimat. Detta är icke någon hypotes; det hvilar på physikens lagar, på rent vetenskapliga grunder.

Föreställa vi oss till en början blott att småningom mer och mer land med höga berg uppstiger vid nordpolen, så skall, blott genom denna förändring, på dem samla sig en massa af is och snö, der nu vanligen är öppet haf; så skulle derigenom

temperaturen i Europa bli lägre och ungefär lika motsvarande latituden i N. Amerika, der landet norr om Grönland förorsakar den större kölden; eller med andra ord, man skulle då behöfva resa nära 10° mer sydligt för att träffa samma klimat, som vi nu åtnjuta. — Af samma orsak är södra hemisferen vida kallare under samma latitud än den norra, emedan kring sydpolen ligger en större massa af land. På *södra Georgien* t. e. som ligger mellan 54° — 55° S. lat., således under samma bredd som mellersta England och Tyskland, ha sjöfarande funnit snö täcka landet ned till hafsbrädden; intet träd, ingen buske syntes; några få fläckar blefvo om sommaren bara efter snösmältningen och der framkom litet mossor och några grässtrån. Men ej nog dermed att land vid polerna och den snö- och ismassa, som derpå samlades, skulle afkyla temperaturen; denna skulle äfven nedsättas derigenom att intet land, blott haf funnes i æquatorialtrakterna; ty hafvets medeltemperatur i dessa trakter är vida *under* landets; solen förmår ej till den grad uppvärma vattnet som landet; från vattnet radiera solstrålarna och utveckla ej en så hög värmegrad, som från ett, af samma solstrålar i vertikal riktning upphettadt land. Härvid böra vi också icke förgäta, att der alltid gå luftströmmar till och från æquatorn och polerna. Den upphettade och således förtunnade luften i æquatorialtrakterna stiger upp i luftens högre regioner och der strömmar han åt polerna. För att ersätta jemvigten strömmar uti de lägre regionerna kall luft från polerna mot æquatorn. Detta kunna vi äfven märka, om vi om vintren öppna en dörr mellan ett hett rum och ett kallt, och hålla ett ljus öfverst — nederst. — Från polarländernas ismassor skulle snötäckta isar och större isfält falla i hafvet, flyta ned i lägre latituder och der afkyla hafvet och luften. Sådana flytande isberg skulle omsider tränga ned mot æquatorn. — Det är troligt, säger L[YELL], att hela hafvet från polen till 45° skulle bli tillfruset. På isen ligger snö och hindrar än mer solens inverkan. SCORESBY anmärker, att då solstrålarna i polartrakterna falla på snöfält, äro de reflecterade i hög grad, men utveckla ingen värme; men deremot då de föllo på den svarta skeppsidan, blef becket flytande, under det is hastigt bildades på den motsatta sidan. — Isfälten äro vanligen täckta med snö. Solen kan derföre mindre verka på dem.

Då nu stora snötäckta ismassor komma att simma kring i æquatorialhafven, så skulle luften ej längre som nu derstädes bli ren och klar. Från de flytande ismassorna skulle en kall ånga eller rök utveckla sig, förtjocka luften och beröfva solstrålarna sin halfva kraft. Således skulle förhållandet småningom och än mer förvärras. Inträffade äfven dessa förändringar i södra hemisferen; så blefve utan allt tvifvel kölden öfver hela jorden så stark, att jorden knapt blefve beboelig för organiska varelser: växter, djur eller menniskor.

Om vi nu föreställa oss en och annan kall, nära istäckt ö vid æquatorn, och på denna inbyggare; så skulle de, då de under sin jordyta sågo stora palmträd och andra frodiga växter, och skeletter af stora krokodilartade amfibier, förvåna sig att der som nu ej växte knapt litet gräs och buskväxter, fordom varit en så frodig vegetation &c.

Om vi föreställa oss allt land vara samladt längs æquatorn, och polartrakterna utgöras af haf, i hvilket blott der och hvar uppstack en liten ö, så skulle inga be-

tydliga ismassor kunna fästa sig der — vi veta, att *hafvet* till och med nu i vanliga år är öppet långt upp i polartrakterna och öfver Europa långt högre upp än öfver Amerika, af redan angifna orsaker. Då skulle således inga is- och snömassor, som nu samla sig på polarberg, nedstörta derifrån i hafvet och som drifisar afkyla luft och haf. Deremot skulle solens strålar, som allt jemut skina på æquatorialländerna, der utveckla en hög grad af hetta, som skulle uppstiga i luften, föras med luftströmmarna och med vindarna åt polartrakterna; de skulle der möta kallare vattendunster, hvilka de skulle uppvärma så, att de föllo ned i ett ljumt regn. Om på dessa små öarne, i polartrakterna, i början snö föll, skulle denna af vårens medförda varmare regn smälta och sedan ej mer kunna lägga sig. — Snölinien, som nu i æquatorialtrakterna är vid pass 17,000 fot öfver hafvet, skulle höja sig allt mer och småningom all is och snö försvinna från æquatorialtrakternas höga berg. Sjelfva jordtemperaturen skulle uppvärmas, medeltemperaturen, som vi inhemta af källors temperatur, skulle i alla länder bli högre än den nu är. — Äfven hafvet skulle öka sin temperatur. Strömmarna deri från æquatorial- till polartrakterna skulle ej som nu afkylas under sin väg, genom flytande ismassor — dessa strömmar skulle äfven bidraga att höja temperaturen i polartrakterna. Athmosferens fuktighet skulle bli större än nu, men denna fuktighet skulle bli ljum. — Af växtgeografien veta vi, att Ormbunkar och Cycadeer o. d. växtfamiljer finnas i största antal på öar; Ad. BRONGNIART har visat, att på Indiens och Nya Hollands stora kontinenter förhålla sig ormbunkarna till phanerogama växterna blott som 1 till 26, då deremot på Söderhafsöarna förhållandet är som 1 till 4 eller 3.

Om vi nu föreställa oss, att en eller annan ö låge i de sålunda uppvärmda högre zonerna, så skulle en efter klimatet passande vegetation der utveckla sig. Der skulle således uppkomma en frodig vegetation af trädlika ormbunkar och andra dithörande palmartade växter — och det är just en sådan vegetation af tropisk karakter vi varseblifva i stenlagren vid Hör, Höganäs &c., hvilket således är ett säkert bevis, att dessa trakter i den forntid, till hvilken växterna höra, utgjort en ö.

Således kunna vi förklara äfven detta fenomen blott genom att följa utvecklingen af de krafter, hvilka vi se ännu under våra ögon vara verksamma på jorden. — Och således försvinner här ett af de *under*, för hvilkas förklaring man trott sig behöfva taga sin tillflykt till de mest äfventyrliga hypoteser.

Att fördelningen mellan land och haf varit ytterst olika under skilda världsperioder och att således den fördelning vi här antagit som blott möjlig, *en* gång under tidernas längd i sjelfva verket funnits, kunna vi bestämdt och utan minsta tvekan sluta af de talrika svankningar, hvarefter så talrika spår finnas på vår jord. Jag vill blott som exempel anföra en ytterst inskränkt fläck af jorden, nemligen den lilla jordfläck, som ligger söder om Söderåsen i Skåne. Taga vi hafsytan såsom ständigt behållande samma höjd, och det måste hon göra, så finna vi, att blott på denna lilla fläck jordytan åtskilliga gånger oscillerat så, att den stått än öfver än under hafsytan. Vi ha i detta afseende alldeles pålitliga och ovedersägliga bevis i de fossila alster: växter och djur som ligga inbäddade i berglagren. 1) Det äldsta

petrifikatförande berglager vi ega är den Siluriska bildningen (förr kallad Öfvergångsberg). De petrifikater, som deri ligga inbäddade, [*Trilobiter*, *Orthoceratiter*,] ha alla lefvat i hafvet. Således var denna bergart under hafsytan, då de djur, som nu finnas deri förstenade, lefde och blefvo deri inbäddade. Derefter lyftades denna hafsbotten upp och vida högre än den nu ligger (vid Röstänga, eller vid Bjersjölagård) och blef ett berg af omkring 6—700 fots höjd; och på en slätt nedanför detta berg framflöt en flod med sött vatten, hvori Höganäs stenkolslager⁴¹ nedbäddades. Det är en forntidens [*Jura* eller *Oolitbildning*]⁴² torfmossbildning, tillkommen, precist på samma sätt som våra nu varande torfmossar, — hvilkas tillkomstsätt jag beskriver. I denna flod, hvilken flöt åtminstone från trakten af Bornholm till Höganäs eller tvärtom, utgjordes botten, likasom i våra flesta torfmossar, af en fin lera — som nu utgör den bekanta eldfasta leran från Höganäs. I flodvattnet lefde fiskar — jag har fått sådana derifrån — äfven fans deri ett mindre krokodilartadt

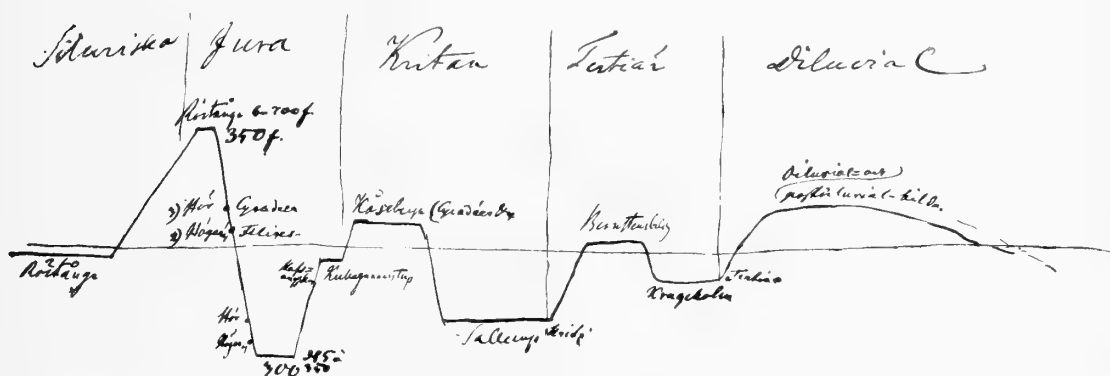


Fig. 2. Diagram över de bildningar, som i Skåne förekomma söder om Söderåsen och deras läge i förhållande till havsytan⁴³, ⁴⁴.

djur, hvaraf jag fått en tand, — dessutom funnos deri söttvattensväxter och vatteninsekter, hvaraf jag sett en räfflad skalvinge, ej så olik nutidens *Dytiscus*. Vid bräddarna växte *Cycadéer* och *Ormbunkar* och fällde sina blad i vattnet. På en större landthöjd vid Hör växte en ymnig skog af *Cycadéer* och trädartade *Ormbunkar*. — Detta land sjönk så, att den förra flodbädden med sött vatten låg minst kring 325—350 fot under hafsytan. Då nedbäddades derpå en sandstens- och skifferbildning med hafssnäcker och hafsmusslor i trakten nedanför Kullagunnarstorp; derpå lyftades jordytan åter något upp, så att hafsbädden vid Kullagunnarstorp kom att ligga kring 25 fot öfver och Höganäs söttvattensbildning kring 300 fot under hafsytan. — Derefter steg jordytan upp (eller der var redan land och en strand) vid Stora Köping och Kåseberga, så att der växte *Cycadéer* och andra landväxter, hvilkas blad föllo i hafsvattnet bland den kalkhaltiga sand, som der låg under hafsytan, och som sedan blef den så kallade Grönsandsstenen, hvilken utgör grundlagret för den stora kritbildningen⁴⁵. Derefter sjönk landet åter under hafvet och den stora kritformationen bildades med sina ytterst mäktiga lager af idel hafs-

snäckor, musslor, koraller m. m. Denna ligger ⁴⁶ dels vid Sallerup, $\frac{1}{2}$ mil öster om Malmö, dels vid Limhamn, Torp m. fl. ställen.

Åter steg jordytan upp och bildade ett land *öfver* kritan, på hvilket Bernstensskogen växte, i synnerhet der nu Skanörs ljung är ⁴⁷ — och der Östersjön är o. s. v. Derefter sjönk jordytan åter *under* hafvet och en bildning, som innesluter tertiära hafssnäckor, nedbäddades på hafsbotten; spår deraf träffas, dock blott i lös sand eller i lösa spridda stenar — vid Krageholm, Skurup, Hammarlöf &c ⁴⁸. Denna hafsbotten höjde sig åter upp och blef betäckt med Diluvium, (en jordbildning som jag sedan kommer att omtala) och nu håller den åter på att sänka sig, ehuru så småningom, att den vertikala sänkningen vid sydkusten, der den är störst, ej torde vara mer än vid pass 6 tum på seklet. Hvad jag här vågat framlägga, grundar sig på data, om hvilkas tillförlitlighet en hvar kan öfvertyga sig. Ehuru jag tagit blott denna lilla fläck till exempel, får jag dock anmärka, att samma svankningar gått som undulationer öfver en stor sträcka af jorden.

Då vi nu finna spåren af så många svankningar, som fordom *varit*, blott på en enda liten fläck af jordytan; så kunna vi väl knappast föreställa oss, att icke sådana äfven hädanefter komma att inträffa. Om vi derföre tänka oss som möjligt — och möjligt är det utan allt tvifvel — att Skandinaviens jordyta fortsätter samma rörelse, att stiga i Norr, sänka sig i Söder, hvori den nu är inbegripen, under en lång jordperiod af 50- eller 100,000 solår; så är det lätt att inse, hurdan Skandinaviens yta då skall komma att se ut. Men då jag nämner ett så stort ziffertal, bör jag ej förtiga, att man i Geologien räknar och måste räkna långa världsperioder. — Då LYELL, en af samtidens erfarnaste och snillrikaste Geologer, vid Naturforskar-nes möte i England sistledet år, framlade sina erfarenhetsrön beträffande Mississippiflodens deltabildning och alluvialfällning, uppgaf han på grund af temligen säkra kalkuler, att detta delta (så kallar man, som bekant är, den jord, en flod förer med sig och afsätter utanför sin mynning) blifvit afsatt under en tid af 67,000 år — och hela depositum af ett högre liggande lager ansåg han ej ha kunnat tillkomma på mindre tid än öfver 100,000 år. LYELL anser dock denna tid mycket ringa i jemförelse med den, som försvunnit sedan kritan, stenkolen och andra eocena bildningar egde rum; dessa låta enligt honom icke, som Mississippis Delta, beräkna sig genom år, utan genom millioner år. Och i sanning, om vi närmare tänka på saken, skola vi lätt finna, att hvarje af jordytans oscillationer, som gå så ytterst långsamt, måste fordra en för vår tanka knappt beräknelig tid. Jorden är en del af det stora världsaltet, en organ i den omätliga världsorganismen, der planeterna i afmätta banor rulla sina klot kring solarna, och dessa myriader solar äro strödda på himlahvalfvet ända ut i rymdernas oändlighet, der tanken svindlar, ty-han söker men får ingen hvilopunkt. Af denna sublima världsbyggnad är dock jorden en integrerande del; 100,000 år måste utgöra blott ett helt *litet* blad i dess historia.

Om vi alltså förutsätta, att samma höjning och sänkning, som nu pågår, fortfar under 100,000 eller blott 50,000 år — men innan jag tecknar följden af detta Skandinaviska vallens fortsatta stigande, bör jag dock *uttryckligen* erinra, att jag

icke påstår, att den *så* länge kommer att stiga, innan den når sin kulmination. Detta *om* höjningen fortsättes, innefattar icke en hypothes; det är blott samma förutsättning, som Astronomen gör, då han beräknar och säger oss, att en solförmörkelse skall inträffa den eller den dagen, timman, minuten, sekunden; det är samma förutsättning, som Astronomen gör, då han säger oss, att den och den dato i Juni månad få vi längsta dagen och kortaste natten, och derefter skall solen vända tillbaka från oss för att besöka södra jordhalvan — det är den förutsättning, att jorden fortfar att röra sig i sin bana eller röra sig i sin yta hädanefter som hittills. Dock är det den skilnad mellan Astronomens och Geologens förutsättning, att den förre redan känner tidslängden af culminationerna — de ligga så nära hvarandra att de redan ofta observerats, då deremot kulminationerna i jordytans svankningar ligga så vidt skilda, att de hittills icke kunnat och förmodligen aldrig kunna beräknas. Möjligtvis upphör snart denna Skandinaviska vallens höjning och en motsatt rörelse inträder åter; men möjligtvis fortsättes den, och jag vill antaga det, *blott* för att ådagalägga ett förhållande, som påtagligt fordom *varit* och efter hvilket vi finna tydliga spår.

Antaga vi nu i medeltal den Skandinaviska vallens höjning, sådan den visar sig här utanför Stockholm, till 4 fot på seklet, så blir den på 1,000 år = 40 fot; på 10,000 år 400 fot,

$$\begin{array}{r} \text{på 25,000 år} = 1,000 \\ 12,500 \text{ »} = 500 \\ \hline 37,500 \end{array}$$

på 50,000 år = 2,000 fot.

Nu är förhållandet för närvarande sådant, att omkring 84 kvadratmil af Skandinaviska halföns yta, redan ligga *öfver* Snölinien och enligt FORSELLS förtjenstfulla *Statistik öfver Sverige* är $\frac{1}{3}$ af hela landets yta eller 2,315 qv. m. upphöjda mer än 2,000 fot öfver hafvet. Detta är naturligtvis den $\frac{1}{3}$ af landet, som ligger närmast och långs efter fjällryggen. Fjällryggen sjelf är enligt samma Författare i allmänhet 4,000 fot hög. Således lærer man kunna antaga, att kring $\frac{1}{4}$ är höjd kring 3,000 fot. Nu har jag nämt (under ett föregående föredrag), att snöliniens medelhöjd, mellan 60:de och 70:de breddgraden, är 4,500 fot öfver hafvet och således blott 1,500 fot öfver den 4:de del af landets yta, som ligger 3,000 fot öfver hafvet. Det fordras således kring 37 à 38,000 år inuan $\frac{1}{4}$ af Skandinaviska jordens yta skulle, ifall höjningen jemnt fortsattes, uppstiga *öfver* snölinien. Småningom skulle det höja sig än mer, och inom 50,000 år skulle dels hela den massa af land, som redan ligger dels *öfver*, dels närmast *under* den, ända till 2,000 fot — således mer än $\frac{1}{3}$ af hela landets yta, komma att ligga *öfver* snölinien. En omätlig massa af snö skulle på denna vidsträckta yta allt jemnt hopa sig; ofantliga väldiga Glacierer skulle nedtränga i alla rigtningar radierande, men som radier från flera centralpunkter, från fjällryggen, och gå vida ut kring landet; således skulle dessa glacierer gå i söder, sydost, öster, nordvest, vester, sydvest. Då källorna till dem (nemligen massorna af högsnö) äro så ofantliga; så måste också afloppen (glaciererna)

blifva enorma. I Schweitz har man tydliga spår efter fordna Glacierer, som från Alperna fört stora granitblock till Jurabergen öfver Aardalen på en sträcka af mer än 60 lieus, eller mer än 20 sv. mil. Men de Skandinaviska skulle bli vida större, och gå än vidare ut kring landet. Hvar de framträngde genom dalar med branta sidoväggas, skulle dessa slätskuras i horisontel eller rättare i samma lutande rigtning, hvare dalens botten låge; och deröfver, dit glacieren ej nådde, skulle bergens sidoytor förblifva skråfliga och kantiga. Bergbotten, på hvilken glaciererna framgingo, skulle slipas och poleras genom sand och grus; och äfven i den rigtning glacieren går, utgräfvast med finare och gröfre räfflor, medelst groft grus eller större kantiga stenar, som under glacierens ofantliga tyngd långsamt framläpades öfver dess yta. En mängd större och mindre block skulle lösryckas och nedfalla på glacierernas yta. Moräner skulle uppvallas längs deras sidor och framför dem. Strömmar skulle framstörta under dem, och söka sina utlopp mot hafven. Allt lefvande — växter och djur — hade då redan försvunnit och deras afdöda kvarlevor skulle sönderkrossas, söndermalas.

Sedan landets höjning nått sin kulminationspunkt, skulle dess sänkning börja. Glaciererna skulle småningom börja smälta, först i landets nedre regioner, och smältningen skulle småningom fortgå närmare fjällryggen, ju mer landet sänkte sig. Stora floder skulle då bildas af glacierströmmarna; på dessa skulle en stor del af glacierernas ismassor flyta bort i glacierernas olika rigtningar och på dem skulle de väldiga stenblock, som legat på glaciererna, föras vidt och bredt omkring, vida längre än glaciererna sjelfva nått. Ty vid denna ofantliga islossning skulle vattenytan, på hvilken isstyckena bortfördes, stiga enormt. Åsar af grus, sand och sten skulle äfven bildas i rigtningen af glacierströmmarna och af de kullerstenar, det grus och den sand, som de smältande glaciererna lemnade efter sig — men en stor del finare sand skulle föras längre bort med floderna och afsättas i mer utbredda planer, der dessas vatten blefve lugnare. Och slutligen efter mångtusende år derefter, sedan landet hunnit så sänka sig, att största delen eller alla Glaciererna smält bort, — ja det kunde möjligtvis sänka sig nästan alldeles under hafsytan — skulle hafvet öfver och omkring det, i början vara så kallt, att deri inga lefvande varelser kunde uppkomma. Småningom skulle landet åter börja stiga och vattnets temperatur skulle efter hand och emellertid ha blifvit sådan, att snäckor, musslor och Lepader kunde deri lefva — dock skulle dessa det omgifvande hafvets första alster blifva sådana former, som tillhöra den isiga zonen, och dessa skulle först afsättas och bilda smärre snäckbankar på sidorna af de ur hafvet uppstuckna bergspetsarna, som ännu voro skär. Småningom och åter småningom skulle vattnet mer och mer tempereras, och andra varelser än den isiga zonens skulle deri kunna lefva. Om något menskligt öga då funnes, (hvilket väl är troligt, helst andra delar af jorden skulle vara beboeliga), som kunde kasta en blick öfver det härjade landet, skulle detta förete ett ytterst vildt och rysligt utseende. Det skulle likna hvad man i Schweitz kallar en *Gletscherboden* eller *fond de glacier*. Det skulle bestå af uppstigande nakna granitberg, än höga, skråfliga, brustna; än lägre, platta, slättslipade

och räfflade; mellan dem skulle marker vara betäckt af ett lager af sand, grus och rundslipade kullerstenar, samt öfversållad, i synnerhet på höjderna, der isarna strandat, med större, mest kantiga block, hvilka, som förut nämdes, från bergen lösryckts, fallit ned på glacierernas ryggar och sedan med glacier-isarna förts omkring⁴⁹.

Jag är öfvertygad, att hvar och en som erinrar sig det hvarom äfven här förut blifvit sagdt rörande Glacierernas uppkomst ur *Firnen* och dennas uppkomst ur *högsnön* öfver snögränsen, samt om glacierernas verkningar på det land de skrida öfver, skall finna, att den teckning, jag här lemnat, är fullt naturtrogen; blott med den förutsättning, att Skandinaviska vallen fortfore under en tillräckligt lång tid med samma stigande rörelse, som för närvarande förmärkes i dess yta.

Kasta vi nu en blick på Skandinavians nuvarande jordyta, tänka vi oss bort allt organiskt, växter, träd och djur, samt alla verk af människohand, som derpå förekomma; så skola vi lätt finna, att den företer just ett sådant utseende, som det jag här tecknat. Vi se lösa lager af grus, sand och rundslipade stenar utbredda mellan bergen öfver ytan, vi se de lägre, plattare bergen slättslipade, vi se dem räfflade med just sådana gröfre och finare räfflor, som glaciererna lemna efter sig, och genom SEFSTRÖMS, BOETHLINCKS och SILJESTRÖMS iakttagelser på skilda trakter kring halfön veta vi, att räfflor gå radierande ut från fjällryggen, men så att de icke tyckas utgå från *ett*, utan från flera centra. Landet är äfven öfversålladt af större kantiga block s. k. Blocs erratiques, stundom af en alldeles ofantlig storlek och tyngd. Vi se dessutom på talrika ställen så kallade *blocs perchés*, som stå på kant eller på en smalare bas, stundom i lutande ställning och så att de ej gerna kunna ha kommit i denna ställning utan derigenom att de sakta glidit ner från en glacier, hvilat i början mot dess sida och, sedan denna småningom smält undan, bibehållit den *en* gång tagna ställningen. Och vi skola utan tvifvel finna, att hvad som hädanefter möjligtvis *kan* komma att inträffa genom jordvallens fortsatta höjning, det samma har en gång i forntiden *kunnat* inträffa — ja sannolikast *måste* ha inträffat under näst föregående svankning, hvilken vi på hosstående Diagram förevisat. Vidare finna vi, att dessa räfflor på bergshällarna vid flera af våra stränder nedgå till ett betydligt djup i hafvet, t. e. vid Carlskrona träffas de ända till 21 fot under hafsytan, hvilket enligt den här framlagda åsigten bevisar, det vi dessutom redan förut veta, att jordvallen sänkt sig betydligt sedan glacierperiodens slut. Hit hörer äfven ett märkvärdigt fenomen vid Christiania: ett stycke utanför staden vid ett berg kalladt S:te Hans Haugen⁵⁰ står en perpendikulär bergsvägg, som tydligt är på sidan inskurad genom en framskridande glacier. På den sålunda slätt inskurade sidan sitta fastväxta talrika snäckor (af det slag, som zoologerna kalla *Serpula triquetra*), hvilka lefva i hafvet och der fästa sig på föremål: stenar, ostron o. s. v. Nu sitta de på bergväggen 170 fot öfver hafsytan. Detta fenomen bevisar, att klippväggen först var uppe öfver hafsytan under glacierperioden, och blef då slättskurad, derefter sjönk den med jordvallens sänkning, hvarigenom glaciererna försvunno, och sedan den under fortsatt sänkning hunnit *under* hafsytan, fästade sig derpå de nämnde Snäckorna, hvarefter den åter, med landets höjning,

höjt sig till nuvarande höjd af 170 fot öfver hafvets niveau. Genom antagandet af den här framlagda åsigten kunna också de märkvärdiga fenomen förklaras, hvilka Professor LOVÉN iakttagit och offentliggjort rörande snäckbankarna på vesterhafvets kustberg. Prof. LOVÉN, som af alla Svenska och nordiska naturforskare mest studerat och bäst känner vår littoralfauna, har iakttagit, att de skalbankar, som ligga öfverst, som således blefvo först bildade, då landet börjat höja sig efter glacielperioden och då således vattnet var mest afkyldt, tillhöra uteslutande sådana arter, som nu lefva i hafvet endast långt norr om Skandinavien, vid Grönland och Spitsbergen⁵¹. Vidare har samma naturforskare iakttagit, att de näst derpå följande snäckbankarna innehålla en blandning af sådana snäckarter, som lefva i nordligare zoner, och sådana, som ännu vistas i hafvet utanför Skandinaviens kuster; samt att de snäckbankar, som ligga nederst, innehålla endast sådana snäckor, som ännu lefva i hafvet vid våra egna kuster. Dylika iakttagelser har man också gjort i Skottland och sökt derefter bestämma medeltemperaturen för den tid, då dessa arctiska snäckbankar deponerades, till 8 grader lägre än den nu är i samma trakt. Med förenämde Professor LOVÉNS intressanta iakttagelser står också det fenomen i det närmaste sammanhang att den landtrygg, som skiljer mellan Östersjö- och vesterhafvssträndernas skalbankar, icke alls har några snäckbankar, hvilket bevisar, att, om han då varit nere *under* hafsytan, temperaturen i vattnet varit så låg, att inga snäckor kunnat deri uppkomma⁵².

Men det är mig icke obekant, att andra Naturforskare förklarat dessa fenomen på helt annat sätt, och jag vill för ingen del motsäga dem; blott för *min* del, så godt jag förstår, läsa och tyda de urkunder för jordens historia, till hvilkas kännedom jag kommit genom egna eller andras iakttagelser. Professor SEFSTRÖM förklarade räfflefenomenerna på våra berg genom antagandet af en stor våldsamt flod, som rusat öfver jorden från norr åt söder (eller från N.N.W. mot S.S.O.) och fört med sig stenar, sand och grus samlade i en massa, hvilka inskurit nämde räfflor. Han kallar det den petrodelauniska eller stenvältande (stenvörande) floden. Hvad som är säkert är, att Prof. SEFSTRÖM vida bättre och fullständigare än någon före honom och med en fullkomligt matematisk noggrannhet beskrifvit räfflorna på bergen och dessas stötsida och läsida m. m. och gjort det med *den* naturtrohet, att hans beskrifningar till den grad slå in med förhållandet t. e. i norra Amerika, att de der på stället synas vara gjorda efter N. Amerikas berg. Äro de fullt naturtrogna, som de äro, så *måste* de också slå in, antingen orsaken till deras tillkomst på begge ställen varit glacierverksamhet eller en petrodelaunisk flod. — För mitt egentliga ämne är det också alldeles likgiltigt, hvilketdera förklarings sättet man antager — följden blir i allt fall den, vi se för våra ögon, och den vi här framlagt: att Skandinaviska jorden efter härjningsperiodens slut visade ett sådant utseende som det jag tecknat. — Ett par anmärkningar tillåter jag mig tillägga: Franska Geologen ALEX. BRONGNIART var, som jag förut nämt, här 1824; år 1828 utgaf han uti *Annales des sciences naturelles*, en afhandling om erratiska blocken och åsarna i Sverige. Han hade under sina resor fullt öfvertygat sig, hvad också af alla Geo-

loger antages, att de block, som ligga strödda öfver nordkusten af Germanien, härleda sig från Skandinavien berg; men han kunde ej förklara, genom hvilka medel de blifvit transporterade. Dock tillägger han följande märkliga ord: Östersjön, denna breda och djupa dal, som skiljer de Skandinaviska blocken i Norra Tyskland från deras stamland, är för dem en svårighet af samma slag, som Aardalen är för Alpblocken på Jura. När man har funnit den orsak, som öfver denna dal transporterat blocken från Alperna till Jura (hvilka ställen nemligen ligga öfver 20 mil skilda) skall man kunna använda den för att förklara transporten af klippstyckena från Skandinavien till Pomern o. s. v. oaktadt den dal, Östersjön bildar. Det dröjde ej längre än till följande året 1829, då Professor VENEZ visade, att nämde Alpblock voro genom glacierer transporterade öfver Aardalen till Jura. Han kunde till och med bestämma, från hvilken af Alperna nästan hvarje block kommit och hvilken väg de tagit på Glacier-ryggen; ty glaciererna hade på hela sin väg lemnat tydliga spår efter sig. — Vidare: jag har förut nämt, att då jag 1816 första gången besökte Professor ESMARK i Christiania, sade han mig, att han träffat spår af Glacierer i Norrige på många ställen, der numera inga glacierer finnas. Sedermera har han i sina Bemerkninger till jordens geologiske Historie, af hvad år vet jag icke, införd i öfversättning 1827 i *Edinburgh New philosophical Journal*, yttrat, att större delen af Norrige varit under en tid betäckt med is, och att de granitblock, som finnas i så stor mängd i det landet, blifvit förda af glacierer. — — — Oaktadt allt detta kan jag dock icke med AGASSIZ antaga, att hela Europa på en gång varit betäckt af glacierer, och jag skall snart framlägga skälet för min åsigt.

Sedan vi kommit till fullkomlig visshet, att Skandinaviska block ligga kringströdda öfver en stor del länder utom Skandinavien — detta hafva redan HAUSMAN, BRONGNIART, HISINGER m. fl. ådagalagt; så torde det ej vara ur vägen att efterse, huru långt dessa Skandinaviska block blifvit kringströdda. De hafva, likasom glaciererna och glacierströmmarna, spridit sig i en radierande riktning från Skandinaviska fjällryggen och öfriga höglandet. Så finnas dessa Skandinaviska block strödda i *nordost* ända bort till trakterna af Hvita hafvet, i *öster* öfver Finland, vid Petersburg och Neva, i *sydost* öfver alla släta och sandiga trakter, som utgöra södra Östersjödalsidan: en del af Polen, Preussen; i söder och sydvest till Pomern, Seland, Holstein, Mecklenburg m. fl. — Det är väl temligen klart, att der gränsen är för blocken, är gränsen för den härjning, som öfvergått landet⁵³. Utanför denna gräns, dit härjningen ej sträckt sig, var således norra Germanien betäckt med sin vanliga vegetation, sina skogar och sina djur. Hvad Skandinavien sjelf beträffar, så är det temligen påtagligt, hvilket jag äfven förut yttrat, att under glaciersperiodens aftagande och ända till efter dess slut, egde en motsatt rörelse, mot den närvarande, härstädes rum d. v. s. norra Skandinavien låg sänkt, södra var höjdt, och det södra var då landfast med Danmark och Preussen⁵⁴. Nu varande Bornholm hörde till samma land. Men att sluta från flera fenomen, som sedan skola anföras, utgjorde då mellersta Skåne den norra stranden af Germaniens stora kontinent. Vi få tills vidare antaga detta. Allt land norr om detta låg då, nemligen

näst efter glaci erperioden, hvilket äfven förut blifvit antydt, antingen *under* hafsytan eller utgjorde skär i ett haf, hvars högst uppstående klippor voro isbetäckta. Detta antagande blir en nödvändig följd af landets bascul rörelse. — Således: den trakt af jorden vi nu kalla södra Skåne, södra Östersjön, Danska öarna, Tysklands norra slätter, som slutta mot Östersjön, utgjorde efter Skandinaviska förstörelseperioden ett nästan slät land, betäckt af sand och grus, och öfversålladt af större och mindre block, här och der uppstack en granitkulle eller låg en granitås⁵⁵ — *der* stod fragmenter efter ett flint- och kritlager, men ytan var söndersliten och fragmenterna strödda öfver fältet eller inbäddade i det lösa *Diluvium* (så kalla Geologerna de lösa jordhvarf, som från denna tidsperiod betäcka ytan). — Stora kantiga block lågo här och der strödda — allt var öde och tomt, en vild grus- och stenöcken efter de allt härjande, nyligen bortsmälta ismassorna. Vända vi oss åt norr, så se vi ett klippfullt haf; vända vi oss åt söder, så få vi säkra bevis, att förstörelsen åt det hållet sträckt sig så långt som glaci ersanden och blocken finnas strödda. Det utseende jag här i få drag tecknat hade landet ganska säkert, derom kunna vi lätt öfvertyga oss, antingen vi antaga Glaci erer, som den förstörande orsaken, eller vi hellre skulle finna oss vid att antaga floder, som störtat ned från fjällen. Utanför den gräns, dit förstörelsen hunnit, var, så vidt vi ha anledning förmoda, ingen samtidig härjning. Således frodades der, hvilket jag redan antydt, en efter klimatet afpassad vegetation, och djur lefde i skogarna, på fälten, i vattnet. Säkert skulle vi önska veta, hvilka djur och växter detta land haft förra gången det var uppe öfver hafvet, och inman glaci erer derpå hunnit *så* utbreda sig, att de förstörde allt lefvande på dess yta; men denna vettgirighet blir blott till en mycket ringa grad tillfredsstäld. Glaci ererna eller, om man hellre vill, den petrodelauniska floden har ej blott bortsopat allt lefvande, utan krossat och till pulver söndermalet det *så* att det är oigenkännligt. Blott genom särdeles lyckliga tillfälligheter har Glaci ererna skonat ett och annat fragment — och det skall jag här framvisa.

Då således det södra Skåne var landfast med den Tyska kontinenten, och det öfriga norra Skandinavien var antingen sänkt i hafvet, eller ännu, till det mesta som var höjdt öfver hafsytan, betäckt af glaci erer; så finna vi lätt, att det öde härjade, på hvarje lefvande varelse blottade landet, icke kunde få några växter eller djur från norr, utan endast från söder, från den Germaniska kontinenten, med hvilken, som vi redan nämt, södra Skåne var landfast^{56, 57}. Denna åsigt synes mig blifva en nödvändig följd af den framställda höjningen och sänkningen, hvilken åter hvilar på ren erfarenhet. Och vi skola också snart se, att södra Skånes Flora och Fauna, *näst efter* den beskrifna förstörelseperioden, utgjordes af sådana djur och växter, som funnos på Germaniska kontinenten och som der fortforo att lefva, äfven långt efter, sedan ett bredt haf kastat sig mellan nämde kontinent och Skåne och sedan åtskilliga af de arter hit inkommit, här längesedan utdött.

Då vi icke kunna antaga någon ny skapelse för det öde härjade Skandinavien⁵⁸, hvilket dessutom icke låter tänka sig, då der icke tillkommo andra växtarter eller djurarter, än just de samma som bevisligen funnos i Germanien; så nödgas vi an-

taga det enda antagliga, att först växterna och derefter djuren småningom och liksom steg för steg flyttade sig dit och utspridde sig der. Huru detta tillgick, kunna vi lätt föreställa oss; ty hvem har ej sett, hur ett sandfält, som tillgränsas af skogar och gräsrika ängar, småningom betäckes med en vegetation, som sedan ditlockar växtätande djur. Först kasta starrgräsen (*Carex arenaria* m. fl.) och sandhafren (*Elymus arenarius*) sina rötter ut i sanden och gruset, och liksom binda dem; äfven andra sandgräs slå der rötter och växa; derpå eller redan förut sprider sig ljungen (*Erica vulgaris*) först fläcktals och sedan i mer sammanhängande låg matta deröfver. Sedan kasta Tallen och Björken sina frön ut öfver fältet. Aspen slår sina långa rötter långs under dess yta. Småningom, men dock efter längre tid, bildas matjord af utdöda växter. Buskar och träd, som fordra mer mylla: hasseln, rönnen, alen utveckla sig. Endtligen visar sig eken. Det blir en tät frodig skog, som genom att med vinden kasta sina frön och kärnor, småningom rycker mer och mer fram — alltid med sina förposter framför sig: sandgräsen och ljungen och derefter tallen, björken och aspen.

Med växternas utspridning följa helt naturligt växtätande djur; dessa äro således de första, som invandra på en af någon Naturhändelse härjad landsträcka, sedan derpå hunnit utbreda sig en vegetation. Hvilka växtätande djur först hit inkommo från Germaniska kontinenten, kunna vi temligen noga uppgifva: ty deras ben ligga i våra äldsta Skånska torfmossar: det var först de gräs- och bladätande: vildhästen — som hellre lefver på höglända sandiga gräsfält än i skogar; *Renen*, som lefver så väl på magra fält, som i skogar; Uroxen, Bison-oxen, Elgen, Hjorten, Råbocken, som alla lefva i skogar bland löfträd och vatten. Derefter kommo de mer frukt- och kärnätande: Vildsvinet, Hasselråttan. Med växterna spridde sig äfven en mängd Insekter; maskar utvecklade sig i jorden; desse och Insekterna hitlockade Gräflingen, Igelkotten, Mullvaden⁵⁹. I vattnen framkommo vatteninsekter, fiskar, söttvattenssköldpaddor; men besynnerligt nog synes på den tiden inga söttvattenssnäckor ha funnits. Samma förhållande är med Höganäs stenkolsbildning, en urtidstorfmosse. Vid vattnen infann sig äfven Bäfvern⁶⁰.

Efter de växtätande djuren infunno sig här Rofdjur: Loen, *Grottbjörnen* och vanliga Björnen; Skogsräfven, Illern, Uttern m. fl. och slutligen, sedan landet blifvit skogbeväxt, och skogarna fått, i mängd, villebråd — och vattnen fiskar — sedan allt detta sålunda utvecklats sig, då infann sig *Menniskan* för att jaga och fiska och sålunda lifnära sig. Att hon följde djuren efter och således kom från samma håll som de, nemligen från Germaniska kontinenten, derom kan väl intet det minsta tvifvel uppstå⁶¹.

Således skedde inflyttningen i det härjade landet i följande ordning: först kommo växter; derefter växtätande djur för att äta växterna; derefter rofdjur för att uppäta de växtätande, och slutligen människan för att lefva af de växtätandes kött och kläda sig med rofdjurens skinn.

Redan då marken var kal och glaciererna bortsmält, funnos fördjupningar der och hvar på jordytan. I dessa samlades regnvatten, och då detta hunnit öfverstiga

någon brädd bildades ett aflopp ned till andra fördjupningar, hvilka derigenom än mer fylldes och bröto sig utlopp; på detta sätt uppkommo bäckar och åar, och slutligen floder och älfvar försedda der och hvar med utvidgningar, som bildade lugna vatten, dammar, smärre och större sjöar. I dessa jagade och fiskade de första Inbyggarna: de sjelfva eller deras redskap gingo ofta i dessa vatten förlorade. Äfven träd, buskar, nötter, blad etc. medfördes i dessa utvidgningar så som jag beskrifvit, då jag omtalade, på hvad sätt våra torfmossor tillkommit. Jag nämde att omsider afstängdes strömfåran, bassinen blef sluten: i denna utvecklades torf af multnande vegetabilier och humussyra. På detta sättet kommo torfmossorna att blifva archiver ej blott för landets äldsta Flora och Fauna efter den beskrifna härjningsperioden, utan äfven för sådana dokumenter (de enda vi från dessa gamla tider ega) som upplysa de allra äldsta inbyggarnes första tillstånd i vårt fädernesland. — Det är detta jag vid nästa föredrag skall försöka att afhandla.

4:de Föreläsningen. Stockholm d. 18 Maj 1847.

Under sista föreläsningen sökte jag fästa uppmärksamheten på den sannolikaste orsaken till rullstensfenomenet, nemligen en förutgående så stor landthöjning, att större delen af landet kommit upp öfver snölinien, hvarigenom ofantliga glacierer bildat sig, hvilka förstört allt lefvande och förvandlat landet till en glacierbotten, sådant vi nu finna det, om vi tänka oss bort alla växter och djur och verk af menniskohand. Vidare erinrade jag om det redan förut kända faktum, att landet nu åter är inbegripet i en sådan höjning, hvilken sker starkast åt Norr, och i en motsvarande sänkning åt söder. Verkningarna af denna höjning märkas icke blott vid kusterna, utan äfven i det inre af landet, som småningom, ehuru ytterst långsamt, uppstiger i snöregionen. Under de särskilta gånger jag färdats öfver fjällryggen, på olika ställen, har jag sett ovedersägliga bevis för detta. På Dovrefjäll mellan Kungsvold och Jerkin låg 1816 en och annan stor rutten furustam upp mellan dvergbjörk-buskarna och flera hundra fot öfver furens nuvarande gräns. Vid Voxlie, i vestra Norrige, såg jag 1826 uppe uti och öfver nu varande björkregionen, en skog af många och stora tallar, men de flesta voro torra och blott de gråa barklösa stammarna med sina äfven barklösa grenar stodo qvar. Ännu längre upp på fjället, $\frac{1}{2}$ mil vester om sjön Ullevadsvandet, der numera växa endast vide och dvergbjörk (således i en nuvarande högre vegetationsregion) ligga i kärren stora furustammar i betydlig mängd, och visa, att furen deruppe fordom haft sin region ⁶².

Rörande sänkningen vill jag tillägga, att den synes mig fortgå utom Skandinavien i S.S.V. och således i samma riktning som fjällryggen, ehuru den icke ännu öfver allt der den finnes blifvit ansedd för hvad den är. Man kallar den blott »utskärningar af hafvet» i de lösa strandbräddarna. *Submarina torfmossar*, liggande i samma skick som då de bildades i sött vatten, synas dock bevisa helt annat. Sådana skola finnas längs vestkusten af Europa ända ned vid kusterna af Belgien. Och tänka vi närmare på saken, kunna vi ej gerna antaga en höjning, utan att på ett annat ställe af jorden antaga en motsvarande sänkning; ty man kan väl ej föreställa sig, att jorden öfver allt pöser ut, som en pösmunk, snarare att dess yta skrynklar sig. Det ligger visserligen något motbjudande för tanken i att föreställa sig, att den jordfläck, der vår vagga stått eller der vi njutit lifvets glädje, skall en

gång, om ock först efter mångtusende år, uppslukas af hafvet. Lättare fördraga vi tanken att den jordfläck vi bebo och försköna, fordom legat i hafvets djup eller utgjort botten för en framskridande glacier.

Men till annat: I Prospekten till dessa föredrag, har jag bland de ämnen som skulle afhandlas upptagit: »Landets fauna och klimat näst före rullstensperioden». Men då tiden ej medgaf att under sista föredraget afhandla detta ämne, torde mig tillåtas att här med få ord omnämna det. Ty jag förmodar, att mången likasom jag gerna skulle vilja veta, hvilka djur och växter landet egde, innan glaciererna derpå hunnit så utbreda sig, att de förstört allt lefvande på dess yta. Denna önskan kan dock blott till en mycket ringa grad blifva tillfredsställd. Glaciererna, eller om man hellre vill, den petrodelauniska floden, har ej blott bortsopat allt lefvande, utan krossat och till pulver söndermalit det så, att det till största delen blifvit oigenkänneligt. Blott genom särdeles lyckliga tillfälligheter, ha glaciererna skonat ett och annat fragment — och några få sådana kan jag här framvisa. Förut tillåter jag mig dock, för att ej missförstås, erinra om följande. Med *rullstensperioden* förstå vi den tid, då de lösa jordhvarfven nedbäddades, hvilka vi träffa öfver allt, under matjorden, der sådan finnes, eller der den saknas, omedelbart på ytan, på slätterna, i dalarna och mellan bergen. Dessa jordhvarf kalla vi *Diluvium*. De bestå i olika trakter af sand och grus eller lera och mergel samt af rundslipade stenar sådana som våra vanliga gatstenar — och af hvilka hela lagret ofta får namn af rullstenslager. Det har tillkommit genom den förut beskrifna våldsamma åverkan, som öfvergått hela landet, denna må nu ha varit en flod, som rusat deröfver, eller glacierer, som långsamt framskridit. Man finner lätt, att om några ben finnas i Diluviallagret, så äro de fragmenter af djur, som lefvat här i landet före förstörelseperioden. Hittills hafva fragmenter endast af två djurslag deri blifvit funna hos oss: nemligen några få tänder af *Mammuthdjuret* (*Elephas primigenius*) och *Noshörningen* *Rhinoc. tichorhinus*⁶³. NB. Dessa ha blifvit funna i Diluvium eller rullstenslagret i Skåne. Således lefde, på den tiden, *Elefanter* och *Noshörningar* i Skåne. Men, fråga vi oss säkert, var då klimatet på den tiden i Skåne sådant som det nu är i de trakter af jorden, der Elefanter och Noshörningar lefva? Nej visst icke! Skandinaviens glacierperiod anses allmänt och säkert med rätta ha inträffat ungefär under samma tidsperiod, då Elefanter och Noshörningar af samma arter som dessa inbäddades uti ismassor i Siberien, i hvilka några af dem förvarats med hull och hår ända till närvarande tid. Om vi nu kunna utleta, hurudant klimatet var i Siberien, då *Mammuthen* och *Rhinoc. tichorhinus* lefde der, så kunna vi deraf sluta, hurdant klimatet var i Skåne, då samma djurarter, och troligen på samma tid, lefde här. I slutet af förra seklet fanns vid floden Lenas utlopp i Siberien ett helt Mammuthdjur, som med hull och hår legat inbäddadt i en ismassa. Då det först fans, var det så färskt och friskt (detta för præadamitiskt ansedda djur och som säkert i många årtusenden legat inneslutet i ismassan), att färgen på iris i ögat kunde urskiljas, att Jakuterna med köttet länge födde sina jagthundar och att hvita Björnar och Räfvar äfven infunno sig och åto

dess kött. Denna stora elefant, som kommer närmast den nu varande Indiska, och hvars skelett finnes uppställt i Museum i Petersburg, var beklädd med en tät och yfvig fäll, i det närmaste lik *Vildsvinets* — och, som vi veta, höra dessa begge djurarter: *Elefanten* och *Vildsvinet* till en och samma grupp, som man kallat Pachydermer, *Tjockhudar*. En Hr ADAMS, som under sina resor i Siberien fick kunskap om detta märkvärdiga fynd och drog försorg om skelettets forslande till Petersburg, berättar, att utom de hår, som ännu sutto kvar på djurets hud, lät han uppsamla mer än 30 R hår och ull, som Björnarna nedtrampat i snön och den mjuka marken under det de ätit köttet. Man kan häraf finna att djurets pels varit mycket tät och ullrik. (Cuv. Rech. 1. p. 149.) Jag kan här förevisa en tåfva af dessa hår med sin bottenull, hvilka blifvit skickade från Dr TILESIIUS i Petersburg till Prof. RERTZIUS d. ä. i Lund, som med sina öfriga Samlingar deponerat dem i Akad:s Zool. Museum, hvars egentlige Stiftare han är. Jag har jemfört dem med håren och ullen i en vildsvinsfäll från norra Tyskland, och funnit, att det Siberiska Mammuthdjurets fäll var fullt ut så tät och varm som det Pomerska vildsvinets. Man kan häraf med fullkomlig säkerhet sluta, att denna Elefant icke blott *kunnat* lefva, utan verkligen *måste* ha lefvat i ett klimat, som ej var mindre kallt än Skånes eller norra Tysklands nu är. Hade klimatet varit varmt, så hade han bestämdt varit naken. Ty det är en allmän regel i djurriket, att hårbeklädnaden rättar sig efter klimatet äfven hos en och samma djurart. Det är ett stort bevis på den moderliga Naturens omsorg om sina alster. T. e. hästen i Arabiens heta sandöknar har tunna glesa hår, men samma djurart i Norden, får om vintren, då han går ute, en björnfäll. ROULLIN berättar, att den hornboskap, som året efter Amerikas upptäckt 1493 blifvit från Europa fördd till södra Amerika, har i de heta trakterna blifvit helt och hållet naken, och att Svinet, som äfven från Europa blifvit ditfördd och förvildadt, har der i skogarna fått mycket glesa hår utan bottenull. Således om Mammuthen lefvat i ett varmt klimat, så hade han ganska säkert varit lika så naken som Indiska Elefanten nu är — och vi ha således häri en temligen pålitlig ledning för bedömandet af klimatet i Siberien — och i Skåne under den tid denna Elefant lefde här. Samma förhållande är med *Noshörningen*, af hvilken äfven ett med rik pels beklädt exemplar blifvit funnet vid Wiljui floden i Siberien. Än mer: man har funnit, att Mammuthdjuret haft tjockare emaljskifvor i tänderna än Indiska Elefanten; dessa ha så utbildats hos honom, sedan klimatet försämrats och han blef tvungen att lefva af qvistar, barr och andra hårda ämnen, hvilket således äfven bevisar, att han lefvat i ett hårdt klimat. Dessutom är Mammuthen ofta funnen sammans med ben af *Uroxen* och *Grottbjörnen*, hvilka bestämdt hos oss lefvat i ett klimat, som ej var högre än det nu varande, ty deras ben ligga inbäddade bland vexter, som antyda samma klimat som det nuvarande. Att Mammuthdjuret kunnat få tillräcklig föda i ett så kallt klimat, är ej besynnerligare än att den kolossala Uroxen kunnat få tillräcklig föda i Skåne, eller att Elgen kan få den i ett ännu vida hårdare klimat. *Vidare*: att skeletter af Tigrar och Leoparder ligga inbäddade i Tysklands bengrottor, bevisar ej heller, att *der* rådt ett hett klimat. Vore ej

menniskan till på jorden och satte gräns för djuren genom att mer och mer inkräkta deras förra område, så skulle nästan alla zoner blifva bebodda af talrika större och mindre vilda djur; de växtätande skulle småningom framtränga mot polarkretsarna, så långt de funno ymnig och passande föda af gräs, löf, qvistar, bark o. s. v. och rofdjuren skulle följa de förra i spåren för att af dem lifnära sig — och de skulle småningom sprida sig längre och längre mot norden, så långt de hade ymnig tillgång på kött till spis och blod till dryck. Hvad kölden beträffar så behöfva hvarken de växtätande eller de köttätande deraf särdeles besväras, ty Naturen (den moderliga, omsorgsfulla) tilldelar dem varma kläder i mån som de behöfva dem. Menniskan i vildhetstillstånd är det enda djur på jorden, som Naturen själf ej förser med kläder efter behovet; men menniskan är också det enda djur, som fått den instinkten eller förståndet att kläda sig med andra djurs skinn.

Således följer ej att der i Tyskland varit ett varmare klimat än nu derföre att der ligger skeletter af Tigrar och Leopardar. Vi ha äfven ett absolut faktum, som bevisar detta. *Bengaliska Tigern* i Siberien $45^{\circ} - 53^{\circ} =$ norra Tysklands och klimat lika Stockholms. Vidare en Leopard *Felis Irbis*. — Således försvinner äfven *det* undret, som mången Geolog föreställt sig och mången ännu föreställer sig, att ett tropiskt klimat skulle ha rådt i nu kalla länder, t. e. i Siberien, och att de helt plötsligt blifvit öfverhöljda med is, hvori de förmenta tropiska djuren, Elefanter och Noshörningar, inbäddades. Dessa djur ha således fortlevvat i Siberien äfven sedan stora glaciärer bildats der, likaså väl som *vildsvinet* lefde i dalarna mellan glaciärerna i Schweiz ända tills det af Invånarna blef utrotadt.

Jag anser mig böra fortsätta undersökningens gång, der den sist afbröts. Det ämne jag förbigått skall jag sedan åter upptaga. Jag sökte visa, huru det nakna grus- och stenbetäckta landet, efter glaciärperiodens slut, småningom öfverdrogs med en vegetation, som ditlockade gräsätande djur: Elgar, Renar, Hjortar, Uroxar, Bisonter, Vildsvin m. fl. Att dessa följdes hit af Rofdjur, och att Menniskan slutligen följde djuren efter: *de gräsätande boskapsdjuren* för att erhålla kött till föda, och *de köttätande Rofdjuren* för att erhålla skinn till kläder. Hvarifrån hon kom är således icke tvifvelaktigt, nemligen ifrån samma håll, hvarifrån djuren kommit, från den Germaniska kontinenten. Att *menniskan då*, i den Germaniska kontinenten och troligen i hela Europa, ännu stod på samma låga bildningsgrad, som *vilden* på Söderhafsöarna och i norra Amerika, då Europeerna gjorde deras första bekantskap, blir väl temligen påtagligt, om vi jemföra dess qvarlätenskap med dylikt, som *nu*, på andra ställen af jorden, begagnas. Han kände ej metallers bruk; han gjorde sig vapen och redskap af sten — alldeles som vilden ännu, der han ej fått metall af Europeerna. Han kände, likasom nutidens vildar, inga andra behof, än att tillfredsställa hungren och skydda sig mot kölden. På denna låga bildningsgrad är menniskan alltid *Jägare* och *Fiskare*, i synnerhet i ett klimat sådant som detta, der bär och frukter, som kunde bidraga till dess underhåll, under största delen af året saknas.

Således: Menniskan följde efter djuren hit *för att jaga*. Vi skola således först ådagalägga, hvilka djur hon jagade, och hvilka jagtvapen hon begagnade.

1:mo *Jaga*. 1) *Uren*, en vild oxart af ofantliga dimensioner. Ännu på CÆSARS tid fans han i Hercyniska skogen i Germanien, och CÆSAR, som dock ej själf sett honom, tillägger honom en storlek föga mindre än Elefantens.

Kroppslängden från nosen till svanskotan..... 11—12 fo
höjden 6— 7 fot

Således vida längre än *Elgen*, som nu är det största lefvande landtdjur i Europa och som är 7—8 fot långt och 6 fot högt. Att de första vilda inbyggarna jagade detta kolossala djur, derpå kan jag lemna ett det mest öfvertygande bevis. På Zool. Mus. i Lund finnes ett skelett af denna djurart, som blifvit under mina ögon upptaget ur en torfmosse vid Önnarp, 2 mil från Ystad på kring 10 fots djup. Sår efter ett pilskott eller troligen kastspjut — pilens form — skarphet &c., sättet att kasta den. Jemför Grön[ändarne]. Djuret hade dock lefvat längre tid derefter.

2) Att vilden äfven jagat *Bisonten* — en vild oxart, som ännu finnes i Lithauen i halfvildt skick, och i fullkomligt vildt skick på Kaukasus och i andra trakter af Asien. Ett helt skelet deraf står på Museum i Lund ditkommet under Prof. RERZII tid och uppräfdt ur en torfmosse vid Bjersjöholm.

3) *Vildrenen*: Stora horn och ben af denna djurart finnas i Skånes torfmossar. Jag har redan nämnt, att detta djur fans i Germanien ännu på CÆSARS tid. En benkota af detta djur, som tydligt varit gnagad med tänder, har jag tagit jemte stenpilar med mera i en sådan stenstuga, som tillhört de vildar, om hvilka här är fråga. — Dessutom finnas pilar af vildrenshorn, på sidorna försedda med flintskärfvor.

4) Vildsvinet fans och jagades. *Betar af Vildsvin* äro funna i en stengraf, som för många år sedan öppnades vid Qvistofta i Skåne och är beskrifven i tidskriften *Iduna*.

5) En *Elghornsspets*, begagnad som lansspets. Härom sedermera.

6) Ett stycke af ett *Hjorthorn* som varit hammare (ritas). Ett annat som varit harpun (ritas).

Man kan ej tvifla på att alla dessa djur, af hvilkas ben eller horn vildarna befinnas ha begagnat sig till verktyg eller jagtvapen, också utgjort föremål för deras jagt — och att de nyttjat köttet till spis. Hvad nu deras *Jagtvapen* beträffar, så ha vi redan sett, *hurdana kastvapen* de begagnat mot större djur; de ha äfven nyttjat pilen och bågen, och af pilar ha de haft många slags; *aflånga, 3-kantiga* (bajonetlika), *lancettlika, hjertformiga*. Om de nyttjat *Lasso*, känner man icke med full säkerhet, men sannolikt synes det.

Till biträde vid jagten ha de haft hunden — hvars skelett stundom ligger i deras grifter tillsammans med deras egna ben. Vi skola finna mindre underligt, att hunden så högt värderats, att han kommit i sin husbondes egen grafkammare, om vi besinna, af hvilken oändligt stor vigt han var och ännu är för menniskan

i synnerhet i dess första kulturtillstånd. Också finnes hunden i tamdt tillstånd spridd öfver hela jorden, så vidt menniskor bo. Det gifves knappast någon menniskostam så rå, att den ej eger hunden. I fjälltrakterna och på låglanden, från æquatorn till polarzonerna — allestädes, dit menniskan framträngt, har hon haft hunden i sitt sällskap. Han är hennes trognaste följeslagare; hans trohet mot menniskan har blifvit ordspråk och symbol. Han är hennes biträde under olika skiften och bildningsstadier; han hjälper *Vilden* att jaga och derigenom att skaffa villebråd; egde vilden ej hunden, skulle han dö af svält. Hos *Nomaden* vaktar han hjorden, återför de förvillade boskapsdjuren, fredar för rofdjurens anfall och vakar ständigt för sin husbonde och dess egendom. — Hunden är den första eröfring menniskan gjort öfver djuren — det första vilda djur, som hon tämt; som vi här se, träffas han tam redan hos vilden; hästen, kamelen, oxen m. f. underkastade menniskan ej sitt herravälde förr än i *Nomadtillståndet*; och *katten* behöfde hon ej förr än hon blef *åkerbrukare*. — Denna här tecknade, ur en graf med stenvapen upptagne är en af de första hundracer, som menniskan tämt; den liknar Schakalen, men är större.

2:do *Fiska*. Både i hafvet och i sött vatten. a) En metkrok af flinta är funnen vid Lomma (NB jag anser den katastrof, som utgräft Sundet och skilt Skåne från Danmark etc., ha tilldragit sig just under det dessa vildar bodde i Skåne och der bodde de en *lång* tid, säkert flera tusende år. Menniskan är i intet bildningsstadium så stationär som i vildhets- och halvildhetstillståndet. Eskimoerna i 9:de seklet och nu. ERMAN fann hos Baschkirerna på Ural precis samma bruk, klädedrägt m. m. med hvilka HERODOTUS beskriver dem för 2,300 år sedan, under namnet Argipéer. Således Sundet fans ej då de kommo hit, det bröt sig väg under det de voro här.) På denna krok hade de troligast fiskat småtorsk i Sundet. Den mindre är funnen vid Krankesjön nära Silfåkra; i Krankesjön fins ännu ål och aborr — och man har sagt mig, att man dermed ännu skulle kunna meta ål och aborre. De nyttjade äfven *metsänken* — dem har man förr kallat slungstenar. b) *med ljuster*. Ett sådant från en torfmosse nära Lund; likt ett, som förvaras på Museum i Bristol och som är från vestkusten af norra Amerika.

Denna likhet mellan fiskljustret hos vilden i så vidt skilda trakter af jorden som nordvestkusten af n. Amerika och södra Sverige gifver mig anledning erinra, att menniskan, stadd på en lika låg bildningsgrad, har brukat och brukar ännu till stor del fullkomligt lika vapen och redskap öfver hela jorden från pol till pol. För att ådagalägga detta märkvärdiga faktum har jag här låtit teckna 6 lika jagtpilar af sten från så vidt skilda länder som *Sverige, Terra del Fuego, Pensylvanien, Mexico, Irland* och *Campagnan vid Rom* — och till tiden så olika som den från Terra del Fuego, hvilken är gjord för 12—15 år sedan — och sådana begagnas der ännu — och den från Rom, som troligast är närmare 3,000 år gammal. Sådana begagnas äfven af Eskimoerna i Boothia norr om Grönland. Hvem har lärt menniskan på sin lägsta bildningsgrad vid sydpolen, vid nordpolen, (Eldsländaren, Eskimoen), Samojuden, Nyholländaren att slå sig stenpilar af lika form; att böja

en gren, förse den med en sträng och nyttja den som båge som kastvapen för samma ursprungliga ändamål att falla djur för att få kött till spis och skinn till kläder. Jag får först härvid erinra, att människan är det enda djur, som Skaparen genom en hos henne nedlagd instinkt lärt att kläda sig med andra djurs skinn. Alla andra djur få sin fäll afpassad efter det klimat, i hvilket de lefva: hästen, hornboskapen, vildsvinet. Rörande det här ifrågavarande fenomen har jag på ett annat ställe⁶⁴ derom yttrat följande. »Jag ser häri spåren af en högre vishet, som tilldelte äfven människan naturliga vapen, men så att de med stigande odling kunde bortkastas. *Lejonet* fick af naturen sina skarpa retraktila klor, *Björnen* sina starka ramar och *Vargen* sina krossande roftänder; men de fingo dem fastväxta och oskiljaktiga från individen; den kan icke fullkommas. Hvarje Lejon är nu till anlag och handlingssätt precis sådant som det Lejon var, från hvilket det från årtusenden leder sitt ursprung. Endast människan kan perfectioneras; endast hon kan bortkasta sina första råa vapen och förändra dem efter sin stigande odling och förädlade verksamhet». — Jag tror, att man endast på detta sätt kan förklara det fenomen, att alla skilda människostammar, som stå eller stått på lika låg bildningsgrad, göra sig lika jagtvapen. Det slägte, till hvilket Lejonet hör, jagar lika öfver allt på jorden, der det förekommer.

Sedan jag nu i korthet omtalat de äldsta härvarande inbyggares jagt och jagtvapen, fiske och fiskbragder; vill jag äfven i korthet omnämna deras *hus* och *grifter*. Dessa byggde de af hopsläpade större stenar, eller så kallade »*blocs erratiques*», som de funno spridda på marken, och gáfvo dem en form, genom hvilken de lätt igenkännas från alla andra forntidens monumenter i vår Europeiska Nord, derigenom att de alltid ha en smal och lång gång, som från solsidan leder in i byggnaden, denna må vara fyrkantig, oval eller rund. Det hela har varit eller är ännu betäckt af en jordhög — en rund och hög kulle, på hvars ena sida vid basen de yttersta stenarna i gången vanligen synas. Om man ser en sådan gång, eller sådana slutstenar, kan man alltid vara säker på att man har för sig ett forntidsmonument från den tid och det folk, hvarom här är fråga. — Af dessa forntidsmonumenter finnas två slag — begge lika till formen, men skilda derigenom att det ena slaget är täckt med stora väldiga stenblock, det andra står öppet och är icke täckt med sten, det har varit täckt med trävirke, ris, mossa &c. och derpå har blifvit lagd mycken jord, som bildat en kulle, och denna jord har, sedan trävirket ruttnat, fallit ned i huset, och sådana finna vi nu dem. Det förra har varit grifthus för liken, det sednare boningshus för de lefvande. I det förstnämnde slaget sitta skeletterna efter liken. De ha påtagligt varit insatta påklädda och försedda med sina jagtvapen, pilar, bågar, lausar, äfven yxor, mejslar m. m. De ha blifvit insatta i celler i samma ställning, hvori de suttit i sina boningar och — hvilket vi ej böra uraktlåta att anmärka — i samma ställning, hvori Lappen sitter i sin kåta. Bredvid skeletterna ser man stundom lerfat och lerkrukor, i hvilka mat utan tvifvel blifvit lagd för de afidna — man har i södren, i Frankrike, funnit i dylika grafvar krukor med nötter och ekållon; hos oss, der vilden lefde af kött, finner

man stundom ben i dessa fat eller krukor af bränd lera. I det andra slaget, som jag anser ha varit deras stugor, träffar man aldrig skeletter, men deremot husgerådssaker, bland andra: brända lerkärl, af hvilka somliga tydligt varit begagnade öfver eld, ty de ha sotad botten. Således kokade Vilden köttet innan han åt det. Äfven ser man i dessa hus, i ena hörnet af sidogången, tydliga märken efter eldstad — en mängd kol, stenarna sotade. I husen finner man dessutom männernas jagtvapen och slöjdredskap, och qvinnornas prydnader och äfven dessas slöjdverktyg. De förra, nemligen prydnaderna, bestå i ett slags perlor af bernsten af hvarjehanda form, stundom i smått föreställande vapnen; dessa ha de haft om halsen, de äro orubbade; — dels af bränd lera — knappar af bernsten — påtagligt för att sammanhäfta kläder — och således ha de ej varit klädda i vilddjursskinu blott, utan haft dessa tillskurna till kläder.

Märkvärdig är den likhet, som finnes mellan dessa våra Ur-inbyggares hus, och nu varande Eskimoers byggnader på Grönland och i Boothia. Äfven de äro till formen runda, ovala eller aflångt fyrkantiga, men den långa gången saknas aldrig och den är äfven der vänd åt solsidan; I Grönland byggas de af jord och sten, i Boothia af frusen snö. — De ha fordom funnits långt längre nedåt N. Amerika ned i nuvarande Förenta Staterna. — Då LEIF ERIKSON, i 9:de seklet, med sina stallbröder kommo från Irland till *Winland*, som utgjorde Ostkusten af nu varande Förenta Staterna mellan 40°—42° n. br., sågo de några *jordhögar* inne i en fjärd och förmodade, att det var boningar, hvilket också besannades — och dessa högar beboddes af *Skrälingar* — ett namn, hvarmed Isländarne betecknade Eskimoerna — en benämning, som har ungefär samma föraktliga betydelse som ordet *Lappar*. — Äfven hos oss voro dessa människoboningar belagda med jord, så att de bildat jordhögar. — I våra äldsta folksagor i södra Sverige förekomma en mängd berättelser om ett småväxt folk, som bodde i jordhögar — och man visar ännu flera sådana högar. Man ansåg detta högfolk för trollkunnigt, alldeles så som åtskilliga af de norrmän, hvilka bo i grannskapet af Lappar, åtminstone förr fruktade dessas hexerier. Orsaken till likheten mellan husen hos våra vildar och Eskimoerna anser jag äfven ha sin grund i instinkt.

Denna stora *likhet mellan hus och grifter* — detta bruk att sätta liken in påklädda i samma ställning, hvori de i lifstiden suttit och förse dem med sina jagtvapen, visar påtagligt, att dessa vildar trodde, att deras afidna anhöriga skulle fortsätta sin lifs verksamhet efter döden — de hade således något begrepp om *odödlighet*, ehuru oredigt.

Hvad var det då för en folkstam, till hvilken dessa landets äldsta inbyggare hörde — som hitvandrade från södren efter de jagtbara djuren: *Uroxen* och *Renen*? Finnas kvarlevor ännu någonstades efter denna stam? För att besvara denna fråga ha vi ingen annan vägledning än de skeletter och isynnerhet Cranier (Hufvudskålar), som finnas i deras grafvar.

Innan jag företager mig att undersöka dessa, får jag nämna, att jag dervid följer den method Prof. RETZIUS uppfunnit ⁶⁵ — denna method innehåller ett nytt och

originelt sätt att se och bestämma cranier af olika människostammar, hvilken också numera allmänt befinnes utgöra den enda säkra grund för all vetenskaplig ethnologi. Prof. RÆTZIUS delar alla människostammars hufvudskålar först i två stora grupper 1) *Brachycephala* med korta hufvud, kort, mer och mindre tvär, stundom nästan liksom afhuggen nacke, och 2) *Dolichocephala* med längre hufvud, som ha nacken mer eller mindre utstående, stundom nästan spetsig och vida smalare än pannan. Våra äldsta ur-inbyggare, hvilkas skeletter finnas i *Gång-grifterna*, höra, så vidt jag hittills känner, uteslutande till förra gruppen. Se n:o 1⁶⁶ ur en Gånggrift med stensaker på ön Möen. Fragmenter af dylika har jag äfven ur Gånggrifterna i Skåne — men händelsevis ingen hel. — En dylik, men något mer rund är n:o 4. Den är likaledes ur en *gånggrift* med stensaker på Möen.

Den enda folkstam vi ännu träffa i Skandinavien med en dylik hufvudskål är *Lapparna*: n:o 3. Men vi hafva sett att våra urinbyggare kommit ifrån södren — och så vidt jag vet finnas inga Cranier af samma form i jorden i det mellersta eller öfra Sverige. Vi måste då söka deras förfäder i det södra Europa och vi skola efterse om der ej ännu fortlefver någon människostam, som har precist samma hufvudskålsform. Alldeles dylika *Gånggrifter* som våra sydskanidnaver och innehållande samma stenredskap och samma Craniiformer har man funnit på flera ställen i Frankrike, och norra Tysklands Hünenbetten tillhöra samma folk. En dylik stengrift funnen vid *Saumur* i Frankrike är beskrifven i tidskriften *L'Institut* för 1839. — I tidskriften *Das Ausland* omtalas en dylik funnen vid *Borgun* i Frankrike 1840. År 1845 blef en *grift* eller *begravningsplats* med en mängd skeletter, stenredskap, prydnader m. m., enligt beskrifning lika våra, upptäckt vid slottet Meudon nära Versailles. Åter en annan dylik vid *Marly le Roi*. Ett af de Cranier, som blifvit på sistnämde ställe funna, har af D:r ROBERT blifvit skickadt till Prof. RÆTZIUS, som haft den godheten att tillåta mig här få begagna det. Det är aftecknad under n:o 2. Man ser att det är i det närmaste fullkomligt likt n:o 1, äfven som n:o 4, hvilka härleda sig från forngrifter i södra Skandinavien, och man kan ej betvifla, att de höra till samma människostam. Samma hufvudskålsform förekommer ännu hos flera i södra Europa spridda folk, hvilka ursprungligt hört till samma stam. Den förekommer enligt Prof. RÆTZIUS hos södra Frankrikes och Spaniens Baskiska folkstammar, hos invånarne på Pyreneerna m. fl. Äfven skall den förekomma der och hvar i Irland och Skottland. Denna Craniiform anses i södren härstamma från de forna *Ibererna*, äfven kallade Celtiberer, sedan de blifvit blandade med Celtiska folkslag: Man ser således, att denna stam i södra Europa mottagit bildning, och af denna finnes för närvarande derstädes många, som lika såväl som åtskilliga individer af Europas andra folkstammar stå på menskliga culturens högsta utvecklingssteg. — Äfven Ungrarna anses höra hit. Jag anser denna stam ha utgjort Europas första befolkning, som sedan blifvit förträngd af Celtiska och dessa sedan af Indogermanska stammar. Men vi se äfven, att *Lapparna* ha samma hufvudskålsform, n:o 3, 5. Hvarifrån ha då Lapparna kommit in i Skandinavien. — Efter längre undersökningar, är det min öfvertygelse, att Lapparna äro en de-

genererad gren af samma stora stam. Undanträngda till de isiga zonerna i Asien ha de som Samoieder, Tunguser m. fl. Lappar generation efter generation sjunkit ned till en intellectuel och fysisk slapphet och en i alla hänseenden låg ståndpunkt. Den ständiga kampen mot klimatets råhet, för livvets första outhärligaste behof, ha generation efter generation förslöat deras intelligens och bragt dem i det förnedringstillstånd, hvori de jemförelsevis befinna sig. Lapparna ha icke inkommit till Lappland genom att tåga genom de sydligare delarna af Skandinavien. De ha långt sednare än södra Sveriges urinvånare och sedan landet deruppe höjt sig kommit in den norra vägen, från norra Asien. De ha gått alldeles samma väg som fjällryggens Renar. Af denna djurart ha de i Skånes torfmossar fossila inkommit med Uren, Bisonter etc. södra vägen i en långt aflägsen forntid. — Men mellan Skåne och Norrland finnes lika litet spår efter någon Ren⁶⁷ som efter något kortnackadt mennisko-cranium. Fjällryggens Renar ha invandrat i vår nord från norra Asien längs den landhöjd som går genom Finland och förenar sig med nordligaste delen af fjällryggen. Och på fjällryggen ha de, liksom Lapparna, ännu sitt egentliga stamhåll. Men på denna hade Lapparna fordom trängt vida längre åt söder än de nu befinnas, de inskränkas och minskas mer och mer. Denna korthufvade stam, dessa Iberer eller hvad vi vilja kalla dem stodo, då de lefde i södra Sverige, som vi redan sett, på bildningens lägsta steg — denna stam af Turansk race hann ej längre, så vidt vi kunna spåra dem, än att vara vilda jägare och fiskare. — En annan stam af Indo-germanisk race med helt annan hufvudskålsform började småningom inflytta (n:o 6) och nedsätta sig der och hvar. Den nyttjade äfven ännu redskap af sten, ben o. d. men den började dock odla landet, bränna skogshult, hacka upp den askbelagda marken, strö frön — förmodligen roffrön i askan — och blef således landets första jordbrukare. Deras plogar voro jordhackor, af hvilka jag här kan förevisa två: 1 af sten, 1 gjord af ett elghorn.

Det är klart, att Vildarna ej tyckte om dessa inkräktningar af deras jagtmarker. Der uppkommo strider liksom först i Amerika mellan dervarande vildar och de Europeer, som dit inflyttade och började odla landet. Så äfven här. Vildarna anföllo dem stundom då de sofvo och dödade dem med sina jagtvapen. Här ha vi för ögonen bevisen på en sådan mördande strid — en massacre af vildar på en koloni af de första jordbrukarne.

Vid *Tygelsjö* i Oxie härad i Skåne — en grusig plan — 20 år tagit grus — skeletter kring 50 — omgärdade af en stenram — kring armpiporna bronsringar i spiral — Vapnet har påtagligt tillhört vildarna, hufvudet en dolichocephal stam, — Lans eller kastpil af Elghorn — Således lik af *en* människostam och vapen hvarmed det blifvit dödadt, tillhörigt en annan⁶⁸. — Detta vapen är märkvärdigt för ett ställe hos HERODOTUS, der dylika vapen omtalas hos en vild eller halfvild människostam. HERODOTUS VII B beskriver de folk, af hvilka Xerxis här mot Hellas utgjordes; han omtalar äfven der *Æthiopera*: de klädde sig i vilddjurs hudar — de hade långa bågar af palmbladsskaft — pilar af rör, skodda med tillskärpta flint-

stenar — vidare: de hade spjut, på hvilka de fästade ett skärpt gazellhorn på sätt som en lans. Just sådant är detta vapen!

Hufvudskålar af denna långlagda, mer smala form träffas i långt yngre grafvar — med *brons* och jern — jag har fått eller sett sådana från Skåne, Öland, öarna vid Norrige etc. Denna stam har således bibehållit sig i landet och här mottagit bildning. — Vi skola härnäst se en annan stam inflytta — med högre kultur än någondera af de två förra.

5:te Lectionen d. 22 Maj 1847.

Enligt den korta prospekt jag gifvit öfver dessa föredrag bör nu i ordningen följa en kort framställning af en partiel öfversvämning i det södra Sverige. Det var den öfversvämning, som uppvallade den märkvärdiga ås, hvilken ligger parallelt med södra Östersjöstranden i Skåne — den ofta nämnda Järavallen. — Att denna öfversvämning, ehuru våldsam den varit, förorsakats af naturkrafter, hvilka ännu äro i verksamhet, kunna vi lätt föreställa oss. Vi behöfva ej gå längre tillbaka i tiden än till sistlidne höst, för att få bevis på våldsamma öfversvämningar, som förstört stora landsträckor, öfverstrött bördiga trakter med grus, sten och sand, och uppvallat åsar på förut släta fält. Så skedde på flera ställen i södra Europa, på Sicilien, i södra Frankrike och annorstädes. — I södra delen af Guldbrandsdalen nära den så kallade Kringeln, finnas ännu spåren efter en våldsam flod från 1770- eller 1780-talet, förorsakad af ett så kalladt *skyfall* i fjälltrakten, hvilket nedsläpat grus, sand och stora stenar från fjällens sidor i dalen, kastat dem i stora massor öfver marken och förvandlat en hel landsträcka till en vild öcken. — Den flod, som ur Östersjön uppkastat den grus- och stenås, jag här åsyftat, var större och våldsamare än *någon* i samma trakter efter och äfven före honom, allt sedan den allmänna förstörelseperiodens slut. Den har ganska säkert uppvräkt sin vattenmassa mot stranden minst 50, kanske 100 fot högre än Östersjöns nu varande vattenyta — och dock finnes ingen tradition om denna naturhändelse, hvarken bland folket eller i Historien. Jag har på något ställe förr yttrat min tanka, att denna lokala öfversvämning antingen var förorsakad af den bekanta Cimbriska floden⁶⁹, som inträffade 200 år före Christus, eller af en ännu äldre flod; och af skäl, hvilka det skulle blifva allt för vidlöftigt att här utreda och framlägga, vidblifver jag den sednare meningen, att den är vida äldre än den Cimbriska. Denna öfversvämning, nemligen den som bildat Järavallen⁷⁰, var det, utan tvifvel, som med en ofantlig vattenmassa störtade sig ned från norra delarna af Östersjön, genombröt den lågländtare landsträckan af lös jord, sand och grus, som låg, der nu södra Östersjön ligger, och som kastat ett bredt haf, hvilket dock småningom och allt jemnt ännu i dag blir bredare, mellan Skandinavians södra del och Tysklands norra kontinent. Detta antagande är icke en hypotes, det är ett faktum; ty vi ha sett, att der varit

land *efter* rullstensperioden — och nu är der haf — och verkningarna af en våldsam flod se vi i stenåsen längs kusten. Denna flod har rusat vidare fram och urhållat Sundet, der fordom, tvifvelsutan i en dalsträckning, framflutit en å — och der blott Hven ännu står qvar som ett gammalt minnesmärke efter den landsträcka der fordom funnits — och denna ö visar också, genom sin egna form, nemligen brant och hög åt söder, låg och långsluttande åt norr, att den blifvit kringskuren genom en våldsam flod, som kommit från Östersjön och rusat fram från söder åt norr. Att floden tagit denna riktning från norra delarna af Östersjön nedåt söder, derom kunna vi äfven öfvertyga oss, om vi betrakta en Charta med större scala öfver södra Sveriges Östersjöstränder; ty vi se vikarna inskurna från norr och de nedra från öster, likasom vi i Sundet öfver allt se märken, *att* strömmen der rusat fram från söder åt norr. Följden af denna stora öfversvämning har varit, att den ej blott kastat en grusås längs Skånes södra kust, utan äfven, jemte sednare mindre öfversvämningar, vid bräddarna af Sundet uppkastat terrassformiga vallar, hvilka ligga der än, och ha förmått en och annan Geolog att äfven der antaga landthöjning. De kallas på Danska hafstockar⁷¹. Och i sanning, om man ser en strand med öfver hvarandra liggande sand- och grusvallar, är det den enklaste förklaring, att de antyda ett undansjunket vatten eller ett uppstiget land. Men stannar man ej vid ytligt betraktande, utan undersöker dessa Sundska terrasser litet närmare, så skall man finna, att de aldrig som dylika strandterrasser här i öfra Sverige, innehålla skalbankar — icke det ringaste tecken till sådana; stranden har således *icke* vid dem stått en längre tid och derefter lemnat dem. De antyda blott, dessa strandterrasser, mer och mindre starka öfversvämningar. De submarina torfmossarna ofta under dem, äfven som nyss nämnda negativa kännetecken, bevisa påtagligt detta. Ifrågavarande stora öfversvämning inträffade i södra Sverige, sedan det länge varit bebodt; ty den förstörde ej blott flera stengrafvar på Skanörs ljung, efter hvilka blocken, ännu i min ungdom, lågo gruppvis spridda öfver fältet, och knifvar, yxor och pilar af flinta ännu kunna upplockas kringströdda på sanden; utan, det som är ännu anmärkningsvärdare är, att äfven på bottnen af de torfmossar, af 10—12 fots djup, som finnes *under* vallen, ligga *jagtvapen af flinta och ben*. Jag har deraf en liten samling, som jag här skall förevisa. Dessa äro tagna *under* torfven på sjelfva blåleran. De ha således kommit ned och fallit till bottnen i det öppna vattnet, innan torfven deri afsattes. Hvilken omätligt lång tid har ej härunder förflutit, sedan dessa jagtvapen och redskap gjordes. Tänka vi oss först detta nakna grus- och stenbetäckta fält efter Glacierströmmarnas borttrinnande; föreställa vi oss, att detta fält blott ytterst småningom och liksom steg för steg kunde förses med smärre sandväxter och att derefter träd, som trifvas i sandig jord, aspen, tallen, björken, och först efter många, många år, sedan en så stor mängd växter hunnit ruttna så att derigenom ett tillräckligt lager svartmylla bildat sig, och att sedan åter en lång tid fordrats innan deri hunnit uppväxa sådana träd, hvilkas rötter behöfva en djupare mylla t. e. Eken, Alen o. a. att sedan dessa hunnit utgöra stora skogar — och en del af dessa träd och skogar hunnit med strömmarna

nedföras i de lugna vattenutvidgningarna och der sjunka till botten. Då detta skedde, lågo redan dessa jagtvapen der; ty de funnos på och uti sjelfva blåleran *under* alla träd och rötter. Derefter blefvo de smala strömmarna emellan vattenutvidgningarna tillslutna och en torfmosse började bilda sig i utvidgningarna. Om vi nu betänka, att denna, som började med *en* eller flera vegetationspunkter, kring någon ur vattnet uppstående gren, spridde sig småningom, men också ytterst småningom, mer och mer, fällde ruttnade partiklar till bottnen, hvilken derigenom småningom höjdes, och att slutligen efter andra många, många år torfmossen var fast och färdigbildad till 12 fots djup, och att *då* först kom öfversvämningen och kastade vallen deröfver⁷² — och slutligen, att denna öfversvämning dock är så gammal, att hvarken Historien eller ens Sagan minnes den. När vi öfverväga dessa förhållanden, så skola vi utan tvifvel finna, ej blott att en oberäkneligt lång tid förgått sedan Diluvialperiodens slut, utan äfven sedan den tid, då torfmossen under nämde stenås var ett så öppet vatten, att dessa jagtpilar och lansar kunde deri nedsjunka ända ned på den blåa bottenleran. Dessa jagtvapen äro dock påtagligen verk af människohand och bevittna ovedersägligen, att landet under denna gråa forntid varit af människor bebodt. De äro alldeles af samma former och samma material som de, hvilka ligga bredvid skeletterna i de *Gånggrifter*, i hvilka den rundhufvade stammen insatt sina lik. Nu ligga dessa vapen icke blott på *bottnen* af ifrågasvarande torfmosse, utan det som ökar märkvärdigheten är, att denna torfmossbotten och således äfven *de* lågo 8 fot *under* hafsytan. Ja, jag är temligen säker, att sådana jagtvapen äfven skola finnas i den submarina torfmossen, som ligger på 14 fots djup under hafsytan på Falsterbo ref. Äfven i denna mosse finnes en mängd ekträ — till bevis på att landet länge haft skogar och på sina ställen djup mylla, innan eken vuxit, och hvar skogar finnas, finnas äfven djur och människor. Denna ekstubbe stod ute på sjöbottnen, på 12 fots djup bredvid mossen, i samma ställning som han växt och med rötterna ännu faststående i jorden. Trädet har varit gammalt, innan det torkat, ruttnat och fallit. Blott en liten del vid ena sidan synes ha varit friskt och stått högre upp. Man ser tydligt, hur stubben småningom och långsamt sjunkit under hafvet, huru han i vattensqvalpet skurats slät, nästan som om han blifvit afskuren med en såg: nu stod han som ofvan nämdes på 12 fots djup. Af allt detta är jag förvissad, att äfven i denna djupa submarina torfmosse ligga gamla jagtvapen från Vildarnas tid. Och hvad jag icke här bör underlåta att omnämna är, att på bottnen af en af torfmossarna *under* Järvallen och således samtidigt med dessa jagtvapen har man funnit skelettet af en af fornverldens Björnar, *Grottbjörnen* (*Ursus spelæus*)⁷³ — ett rofdjur af ofantliga dimensioner, passande i sitt slag efter *Uroxens* och hvars ben förut blott blifvit funna i benggrottorna i England, Frankrike och Tyskland tillsammans med ben af Hyænor och Mammuthdjur. Jag har deraf hittills blott erhållit några tänder, men hela skeletter ha funnits. Denna kolossala fornverldens björn har således lefvat här i södra Skåne samtidigt med de vildar, som brukat dessa jagtvapen. Då vi nu finna — åtminstone af dessa jagtvapen och med dem samtidiga ben af Grottbjörnen, som blifvit

funna under *Järavallen* — ovedersägliga bevis, att människor bott här i landet i långt äldre tider än vi måhända förut föreställt oss; så torde det ej vara ur vägen att kasta en blick tillbaka på hela deras hittills funna qvarlåtenskap, för att deraf erfara, hvad lefnadssätt de under dessa gamla tider här i landet förde och på hvad bildningsgrad de egentligen stodo — och detta som jag förmodar så mycket hellre, sedan vi nu erfarit, att denna samma folkstam icke blott finnes som forntidsmonumenter i en stor del af Europa, utan äfven, att den är samma stam, som ännu fortlevver i åtskilliga trakter af södra Frankrike, i Irland och Skottland, samt att den hörer till den märkvärdiga Iberiska människostam, som säkert utgjort Europas första befolkning, och som i människosläktets äldsta Historia i denna verldsdel uppträder i så viktiga roller. Denna intressanta upptäckt tillhör Professor RETZIUS, den egentlige stiftaren af en ny vetenskap, *Ethnologien*, baserad på en grundlig Craniologi. Prof. RETZIUS har under sina länge fortsatta forskningar öfver olika människostammars Cranier, och sina resor i det södra Europa kommit till full visshet, att denna människostam är *der* vidt kringsspridd, ja han har äfven funnit samma Iberiska stam på Grekiska öarna, och det cranium, ur Prof. RETZII samling, af en Grek, hvilket jag här får tillfälle att förevisa, är verkligen så likt ett af de fossila från södra Skandinavien, att mellan dem ingen väsendtlig skillnad kan upptäckas.

Detta Grekiska Cranium har utan tvifvel tillhört en man af Pelaskisk stam, hvilken stam utgjorde Greklands ur-inbyggare, och hvilka således äfven tillhörde denna samma Iberiska stam, hvilken högst sannolikt utgjort hela Europas äldsta Invånare. I det sydligare Europa har denna stam hunnit till en högre kulturgrad och i Grekland har den, som bekant är, förenad med semitiska stammar, utvecklat sig till den högsta menckliga bildning i vetande och konst. Blott de delar af stammen, som begifvit sig eller blifvit förträngda till Europas och Asiens nordligaste isiga trakter, hafva der urartat eller stannat qvar på bildningens lägsta steg. På denna stodo forntidens Pelasger i Grekland; och då den i de äldsta tiderna invandrade till de trakter, som nu kallas södra Sverige, stod den äfven här på bildningens lägsta steg. Jag får härvid erinra, att vi kunna framdraga exempel på stammar både med lång och kort nacke, som stått på bildningens både lägsta och högsta steg. *Slaverna* vigtig rol i kulturhistorien. Vi ha sett dessa Sveriges första inbyggare jaga i skogarna och fiska i vattnen och vi ha sett en del af de jagtvapen och fiskredskap, de dertill använde. Äfven ha vi sett, att de redan hade sina bestämde begravningsplatser och att de haft omsorg att för sina afidna anhöriga bygga hus, som trotsat tidens åverkan och bibehållit sig, der ej människor förstört dem, ända till närvarande dag. Det är mer än blott sannolikt, hvilket jag förut anmärkt, att deras *Boningshus* för de lefvande varit byggda i samma form, som deras *Grift-hus* för de afidna. Också träffa vi dylika byggnader, i hvilka aldrig finnas några skeletter, men deremot talrika husgeråd och vapen. Dessa byggnader skiljas också från grifternas derigenom, att de aldrig äro täckta med stora stenblock, som dessa, men deremot alltid fulla med jord. Detta visar, att de haft *platta tak* af sparrverk, och derpå en jordhög, som, sedan sparrverket ruttnat, fallit ned i stugan. Vi vilja

företaga en inventering af kvarlåtenskapen i ett af dessa hus från den gråaste forntid. Vi finna golfvet alltid belagdt med sand, vanligen gulaktig mosand. I ena hörnet af stugan se vi sot på stenarna och mycket träkol på golfvet — der har således eldstaden varit — den har säkert haft sitt rökfång ut genom taket på sidan af kullen. Att det stundom rök ur de kullar, hvori folket bodde, berättas ofta af folksagan. Framför eldstaden stå ofta kärl af bränd lera, men som merendels äro krossade af den nedfallna jorden. Några af dessa kärl äro tydligt sotade på botten, hvilket visar, att de blifvit använda för att deri koka — troligen kött till spis; ty stundom träffar man brutna stycken af djursben i stugan; andra kärl, som oftast äro sirligt utpringlade, finnas ock. Dessa kärl ha aldrig öron, men hål, genom hvilka de blifvit burna i ett band eller rem. Längre fram träffar man qvinnoprydnader: perlor, mest af bernsten och af många former — (*halsband* af rofdjurs tänder har jag icke ännu funnit hos oss, men sådana ha blifvit funna i Frankrike). Bland dessa prydnader ligga oftast en eller annan liten sten (af denna form) som påtagligt varit buret i rem eller band vid bältet och tjenat till slipsten för deras nålar af ben. Man har kallat dessa proberstenar, emedan de oftast äro af samma stenart, Lydisk sten, kiselskiffer, som Guldsmeder begagna till proberstenar för ädla metaller; men de förekomma också af flera andra stensorter — och då påtagligt inga metaller på den tiden funnos att proba, kan man icke heller tänka på att proberstenar användes. Vidare träffa vi knifvar, lika så kallade Holländarknifvar, som tydligt haft skaft af trä. Vidare lancettformiga knifvar med utpringlade skaft äfven af flinta och gjorda med större skicklighet än någon *nu* skulle kunna göra dem. Det är en allmän anmärkning, att man träffar skönare *stenarbeten* bland dessa forntidens vildar än jag sett från de nuvarande vilda stammarna från något ställe på jorden. Brit. Mus. — Vidare träffa vi verktyg och vapen, som tillhört männen: Hammare, klubbor, yxor af flera slag, tväryxor, mejslar: breda, smala med rät egg, med urhåkad egg. Dessa sednare ha de, utan allt tvifvel, begagnat att dermed urhåka ekstockar till båtar; ty man har äfven funnit, i de äldsta torfmosarna, sådana genom steuverktyg urhåkade båtar: en sådan mycket stor och gjord af en enda stock står vid ingången till British Museum i London. *Yxorna* ha de begagnat att fälla trä till virke, ved till bränsle o. d. de *smala mejslarna* att dermed göra hål i träd. Huru lansar och kastspjut varit skaftade och använda, ha vi redan sett. Men här finnas äfven större och mindre pilar af många former och som blifvit skjutna med båge — sådan som den från Gallasfolket i Afrika. — En del af dessa t. e. den trekantige likna precis dem man finner på slätten Marathon i Grekland, der Xerxis här blef slagen af Miltiades, och i hvilken här, enligt HERODOTOS, en trupp af Æthioper fanns, som var klädd och väpnad alldeles som våra äldsta Ur-inbyggare. Andra pilformer finnas äfven i stor mängd i våra äldsta grafvar och byggnader. Några af dessa likna dem jag har från Eldslandet. Huru dessa varit försedda med pilskaft se vi af hosstående figur öfver denna pil, hvilken förledet är blifvit hemtat från Oregon Gebietet i Amerika. Denna är likasom de från Eldslandet af Obsidian, ett slags vulkaniskt glas eller Lavafuuta⁷⁴. Jag erinrar

mig härvid en Anekdote, som jag här torde få omnämna: I London gjorde jag personlig bekantskap med en känd Naturforskare, M:r STOKES, som är Delägare i ett rederibolag, hvilket utrustar fartyg på Söderhafvet för Hvalfångst. För några år sedan, då ett af fartygen lade till vid Eldslandet, kommo infödingar som vanligt om bord för att tillbyta sig spikar, glasperlor, små speglar och dylikt; men deras stenpilar och andra stenvapen, som Engelsmännen helst ville ha i utbyte, voro de mycket rädda om. En och annan lemnades dock och bland dem äro dessa två (på taflan). Efter några dagar lyftade fartyget ankar och afseglade, sedan Besättningen kommit att kasta några söndriga porterbuteljer på stranden. Efter ett par tre månaders kringsegling i Söderhafvet, kom fartyget åter och lade till vid kusten. Infödingarne infunno sig genast med pilar, som de utan svårighet bytte bort. Men sedan handeln var gjord, skrattade de hjertligt och berättade för Engelsmännen med mycken förnöjelse, att det var stycken af deras egna buteljer, som de sålt till dem. De hade nemligen gjort pilspetsar af de söndriga buteljerna och sålde dem således sin egen vara, hvilket särdeles roade dem. Jag såg hos H:r STOKES ett par af dessa glaspilar gjorda af Engelska porterbuteljer. —

Med anledning häraf torde den frågan uppkomma: hur tillverkade våra äldsta inbyggare sina flintvapen, då de ej en gång hade metall att tillhugga dem med? Jag skall i största korthet omnämna det.

1) *Flintspån*: huru de fränklyfdes från en flinta medelst en *tillslagingssten*; huru de sedan tillknackades med en s. k. *knackesten*; — 2) *Pilarna* slipades aldrig och 3) *Knifarna* sällan. 4) Men *Yxor*, mejslar o. d. tillslipades och äfven en *skarp egg* slipades på dem. 5) En del tillskärpningsstenar voro portativa och Vilden bar dem med sig på sina jagtvandringar och tillskärpte dermed efter behof sina vapen — Bruten — och åter i skaft insatt lans. Således synes mig, att vi af de kvarlemnade redskapen kunna få temligen fullständig reda på dessa första inbyggares lefnadssätt i södra Sverige. Frågan, hvilket klimat der rådde och hvilka träd och växter landet den tiden egde, kunna vi besvara med få ord, att det var *då* som *nu*, ty samma träd och öfriga växter, som nu finnas, ligga i torfmossarna jemte jagtvapnen; men dock med den skilnad, att hela landet var fullt med sjöar och träsk, mellan hvilka funnos djupa och täta skogar, hvilket allt gjorde, att klimatet måste ha varit kallare och än mera fuktigt än nu. Också funnos då inga bokskogar i Skåne; boken har inkommit under en sednare tid; der finnes intet enda spår till den i våra äldsta torfmossar. Äro sådana nämnda der, så har det skett genom misstag.

Sådant var landet och dess invånare på den tiden. Vi ha sett, att de äldsta Ur-inbyggarna, som var en småväxt stam, haft blodiga strider med det storväxtare folk af Germanisk stam, som först började odla landet, genom att svedja och hacka. Denna stam, som här visar sig stå på litet högre bildningsgrad än den förra, hade dock äfven verktyg af sten och ben; men vi skola snart se den uppträda med mer och mer bildning ända till närvarande tid. Om den här tecknade striden mellan denna stam och urstammen inträffat *före* eller *efter* den katastrof, den öf-

versvämning, som uppvallat Järaåsen, kan jag icke säga bestämdt; men att både den Turaniska d. v. s. med runda hufvud och den Germaniska stammen med långa smala hufvud länge efteråt bott här i landet, är säkert. Under denna tid förträngdes småningom jägarna af åkerbrukarne. Samma scener försiggå ännu dagligen i Amerika.

Sedan nu Järavallen var genom en flod uppkastad ur hafvet, och södra Östersjön och Sundet voro bildade, infann sig här i södra och vestra kusttrakterna af landet en menniskostam, som är olik begge de föregående. Att den inkom *efter* nämde katastrof, kunna vi bestämt sluta deraf att dess grifhöggar och vapen ligga *på*, aldrig *under* Järavallen. Denna stam hade en helt annan hufvudskålsform och stod på en vida högre kulturgrad än någondera af de föregående. Den hade icke blott sina prydnader, utan äfven sina verktyg och vapen, till och med egg-vapen af *brons*. Den gaf åt allt, hvad den tillverkade, en skön form och prydde sina konstalster merendels med sirliga figurer. Vi äro således här vid en folkstam, som var så långt framskriden i bildning, att den ej blott förstod att arbeta metall, utan gjorde det på ett mästerligt sätt. Vi ha funnit dess skeletter och Cranier i grifternas jemte bronsvapen och prydnader, så väl i södra som vestra Sverige och någon gång äfven i Norrige. Vi böra dock i detta hänseende vara varsamma, eljest kunna vi lätt missledas; ty denna stam synes icke hafva inkommit hit i mycket stor mängd; men likväl har den spridit sina konstalster genom byteshandel vidt omkring bland andra stammar, som den träffat. Dess alster finnas dock mest på *kuster* och *öar*. De förekomma på syd- och vestkusten af Skåne, på vestkusten af öfriga Sverige och som nämdes till en liten del af Norrige; på danska öarna äro de funna i mängd; på Engelska öarna, i synnerhet Irland, likaledes i mängd, på vestkusten af Europas fasta land ända ned i Spanien; inåt medelhafvet; på de fleste medelhafskuster och öar, äfven i Grekland. Det synes då klart, att dessa vackra fabrikater blifvit i forntiden spridda genom skeppsfart — således kanske oftast som handelsvara och på detta sätt meddelade åt andra stammar och ej blott begagnade af den stam som hitfört dem. Vi ha således funnit bronsvapen ej blott hos den mer bredhufvade stam, som jag anser vara den, hvilken ursprungligt fört dem hit, utan äfven hos den mer smalhufvade, som bott här förut i landet. Likväl är det säkert, att åtskilliga af denna stam, som vi genast vilja kalla den *Celtiska* eller som jag skulle vilja föreslå den *phoeniciskt-Iriska*, satt sig ned och stannat qvar här; ty man träffar den likasåväl som den mer smalhufvade sedermera med jern. Märkvärdigt är, att oaktadt denna bronsbildning är spridd vidt omkring, nämnes dock ej ett enda ord derom i vår Historia eller ens i våra Sagor. Alla de ställen, der vapen beskrivas, äro tydligen jernvapen menade. Träffades ej dess qvarlevor i jorden, skulle vi alldeles icke veta, att något sådant här funnits; och likväl har denna bronsbildning och detta folk kraftigt inverkat ej blott på kulturens utveckling i vår Nord utan äfven inplantat en stor del af sina religionsbegrepp på den hedniska religion, som fans i landet, då christendomen infördes: Balderskulten härleder sig från detta folk; Hejmdalsmythen, mistelmythen &c. Hvarifrån kom då detta

okända, nu i Nordens häfder stumma folk med sin egna bildning och egna former? Har den något namn i våra sagor? Och hvad kallas den der? Vi kunna följa den tillbaka mot sitt ursprung först till Irland. Här är afgjutningen af hufvudet af en O'Connor, den siste afkomlingen af Irlands konungasläkt; han ligger begrafven i Dublin. Jag har erhållit en gipsafgjutning deraf genom Prof. RETZIUS, som erhållit det från en Dr WILDE i Irland⁷⁵. *Denna* anser jag vara typen för en äkta *Celt* i den mening jag tagit ordet — en man af den stovväxta blonda race, som efterträdt den Iberiska i de flesta länder af Europa och sedermera under tidernas längd sjelf blifvit undanträngd af andra stammar; den uppträder under namn af Gauler, Galler Gauter &c. Om vi jemföra detta hufvud af en O'Connor i Irland, med detta, som blifvit funnet jemte hela skelettet i en snäckbank i Bohuslän, så skola vi lätt inse, att de tillhöra en och samma stam. Likaledes skall man lätt finna, att det tillhör samma stam som *detta*, hvilket blifvit funnet i Danmark. Jag har samlat en hel liten serie äfven af denna hufvudform på Museum i Lund. Det är någonting eget med denna folkstam i Irland; den anser sig sjelf utgöra landets äldsta Aristokrati och räknar sig till en egen släkt, som härstammar från Orienten, som sätter ett apostroph. O före sitt namn; hit hör O'Connor, O'Donnal, O'Connel, O'Brien och andra; alla som höra dit, åtminstone så många jag sett, äro stovväxta med långa och breda hufvuden. Det skelett, som fans i Bohuslän, är af en man af mellan 6—7 fots längd.

Innan jag kände dessa förhållanden, hade jag erhållit hosstående *Cranium* från en gammal phoenicisk grotta på Malta. Det är lätt vid jemförelse finna, att detta hufvud har en stor likhet med O'Connors från Irland; det är blott litet kortare, för öfrigt samma stora bredd öfver tinningarna, samma plattkullriga breda hjessa, samma räta öfver-kontur, nacken hos begge utstående och trubbig, pannan temligen hög och bred. Detta Phoeniciska hufvud från forntiden har otvifvelaktigt för sin utmärkta storlek tillhört en stovväxt folkstam och en sådan fanns der också i Kanaan, i Phoenicien, och injagade hos Judarna en så panisk förskräckelse, då de efter Öckenvandringen skulle tåga in och intaga landet. De önskade hellre få återvända till Ægyptiska trälldomen, än slåss med dessa förfärliga jättar, dessa Kanaans Enakim. Jag har nämt detta för att erinra, att den phoeniciska stammen var stovväxt likasom den Irländska, hvilken påstår sig derifrån härstamma. Dock, hade jag ingen annan ledning för mitt omdöme, att Irlands gamla Aristokrati är af phoenicisk stam, än dessa två hufvud: det ena ur en gammal phoenicisk katakomb, det andra tillhörigt en af Irlands äldsta och förnämste Aristokratslägter, så skulle jag dock ändå icke våga derpå bygga någon säker slutsats, helst en eller begge dessa former kunde anses vara tillfälliga; mina skäl utbeder jag mig här framlägga.

Då den frejdade resanden H:r KOHL, som länge vistats i Irland och noga kände äfven dess ethnologiska förhållanden, för två år sedan besökte mig i Lund och såg de Ethnologiska samlingarne, yttrade han sin tillfredsställelse deröfver att han nu faktiskt hade för ögonen, hvad så mången Irländare traditionsvis berättat

bonom: att de äldsta Iriska familjerna härstamma från Phoenicien. Han förklarade sig äfven öfvertygad om traditionens historiska sanning.

För mitt uppgifna problem att utreda, hvilka folkstammar bebott Sverige före den Historiska tiden, är det en särdeles vigtig punkt att få bestämdt afgjort, hvarifrån de påtagligt iriska Cranii-former, som stundom träffas hos oss, ursprungligt härleda sig. Och för utredandet häraf måste vi rådfråga Irlands traditionella Historia. Samme H:r KOHL berättar i sin Resa i Irland efter den allmänt gängse och allmänt trodda folksagan, att de äldsta iriska familjer icke härleda sina anor från Engelska Peer-skapet, utan från vidt aflägsnare tider. De kalla sig sjelfva »*Miletian families*» och anse sig härstamma från *Miletius*, (Irlands eröfrare, andra sonen af *Hereman*, Kung i Spanien,) som vid 500 eller efter andra 1000 år före Christus kom öfver till Irland. — Allt detta motsäges visserligen af åtskilliga historici, men traditionen är också en historia — den kan ej vara tagen ur luften, den måste grunda sig på fakta. Årtal och lokal kan den glömma, men fakta glömmar den icke. Vare dock härmed hur som helst, så ha Irländarne likasom Indianerne utbildat ett sagosystem, som har sina rötter i den gråaste forntid. Det är omöjligt, som KOHL anmärker, att ett helt folk sådant som Irländarne skulle låta roa sig af diktade sador och namn, och berätta demmed en sådan säkerhet och tro dem med en sådan tillförsigt som om de nyligen tilldragit sig. De påstå, att de blifvit dem generation efter generation meddelade från förfädren. I intet annat land af Europa finnas *sådana* folksador. Dessutom finnas i Irland tydliga ålderdoms minnesmärken ännu kvar, som bevittna traditionens historiska sanning. De märkvärdiga pellarika, dock inuti ihåliga *Runda tornen*, af hvilka ännu öfver 100 finnas strödda öfver Irland, har man visserligen sökt tyda på många sätt t. e. som vaktorn för att deraf bilda ett slags telegraflinia öfver landet, men de ligga stundom i daltrakter, der de ej ses från höjderna —; som *klocktorn* — men de ha dertill den mest opassande form och blott en liten rund öppning åt hvardera af de 4 väderstrecken nära öfver brädden. Den rimligaste förklaring är den, som folktraditionen tillägger dem, att de äro tempel, som tillhört de från Orienten med Phoenicier komna *Elddyrkare* och *Soldyrkare* (»*Sun- and fire-worshippers*»), och Irländarne försäkra, att denna underrättelse är dem meddelad från förfädren slägt efter slägt »*handed down from generation to generation*». I hela Europa förekomma dessa torn nästan blott i Irland; efter ett par eller 3 skola finnas spår i Skottland. Deremot finnas i hela den aflägsna Orienten byggnader af samma construction och samma dimensioner. I Persiska Provinsen *Masanderan* ha nyare resande, som voro väl bekanta med Irland, sett runda torn fullkomligt lika de Irländska; att i Indien ännu finnas dylika byggnader, som äro egnade åt religiösa ändamål, och att de Turkiska Minareterna, som stå i närheten af Moschéerna (turkiska templen) ha samma gamla orientaliska byggnadsform, har också blifvit satt utom allt tvifvel.

Då vi nu besinna att Irland — en ensam ö i Oceanen och mycket aflägsnad från Europas kontinentalländer — hade icke dermed stått i någon förbindelse, tills Danskarna eröfrade en del deraf, och slutligen England lade den under sitt välde,

så kunna vi lätt inse, att den länge kunnat förvara gamla traditioner. De allt eröfrande Romarne kommo icke till Irland. — Enligt säker historisk tradition hade Phoenicierna der kolonier och satte denna ö genom skeppsfart i förbindelse med Orienten. Efter alla dessa fakta kunna vi väl ej neka folkstraditionen sin tillförlitlighet. Denna berättar, som förut nämndes, att de runda tornen varit *Soldyrkarnes* tempel, och att de der dyrkade Solguden *Baal* eller *Bel*. I det inre mörka tornet brann den heliga elden — solens afbild på jorden. I templets öfra del uppsteg religionstjenaren för att derifrån, likasom Mahomedspresten från Minareten utropa böntimman för folken. Ett sådant rundt torn i vestra Irland kallas ännu idag *Baal*; på afstånd från ett annat ligger i öster ett berg, som kallas *Balsberget* och traditionen berättar, att Baalspresten uppsteg hvar morgon i tornet och så snart Solens skifva stack upp öfver bergsbrynet utropade han *Baal* i alla 4 väderstreck, för att väcka folket till bön. Äfven i Skåne nära Beckaskog ha vi ett *Balsberg* och i trakten finnas många grafhögar med sådana brons saker och sådana hufvudskålar som de här framlagda.

Äfven på många andra ställen i södra och vestra Sverige finnas omiskänliga spår efter *Balskulten*, och benämningen *Baal* på solen har ännu bibehållit sig i Bohusländningens half-isländska, half-phoeniciska ord: *Håbaln*, högsolen, hvarmed han menar högsta sommaren från midsommar till höslotterns början. Längs hela vestkusten och (i en äldre tid innan skogarna förminskades) äfven i Skåne, ja, som jag tror, i alla de trakter, der bronsvapen finnas, tändes fordom *Baalsbål* eller *Baldersbål* midsommarsafton, det var aftonen efter den dag, då Solen varit högst på himlen, derefter började han sänka sig och natten började förlängas — det var Solgudens, Baals, det var *Balders* dödsfäst; Balder lades då på bål; också kallades dessa midsommarseldar *Baldersbål* i flera trakter af landet. Ungdomen samlades vid bålet, dansade kring lågan, sjöngo och ropade — och uppförde nästan samma scener som dem Baalspresterna uppförde kring Baalsbålet i Kanaan.

Då vi nu efter allt detta kasta en blick tillbaka på dessa craniiformer, kunna vi väl icke betvifla, att den phoeniciska folkstam, som öfver Spanien kommit till Irland, der bygt sina runda torn, haft sina Baalsberg, idkat sin Soldyrkan och spridt sina bronsfabrikater, äfven från Irland besökt våra kuster, anlagt kolonier och inverkat på folkets religiösa och industriella utveckling. Hvarföre de här anlade nybyggen, torde ej vara omöjligt att gissa. Sundets strömfåra var då redan utvidgad, Östersjöns äfven södra del fans då redan. Både Skånes och Östersjöns sydkust lemnade rik tillgång på bernsten — den blef i så stor mängd uppkastad på Sydsånes stränder, att Iuvånarne enligt PLINIUS nyttjade den som bränsle — och Bernsten var en dyrbar och oundgänglig material vid rökelserna under Gudstjensten i templen uti hela Orienten — till den grad, att då Moses tågade ut med sitt folk ur Egypten, förbjöd han vid straff att utrotas ur folket, d. v. s. vid lifsstraff, hvarje enskilt att begagna bernsten till rökelse, och att ej framlemna hvad han hade för att begagnas vid den allmänna Gudstjensten. Att Irländska Phoenicier handlat på våra kuster, torde äfven kunna slutas deraf att i våra äldsta torf-

mossar ligga glasperlor, som, ehuru af rå tillverkning, dock ej kunna ha blifvit gjorda af vildarna sjelfva. Utom bernstenen vid Skånes och Preussens kuster, kunde äfven de säkert då varande rika fiskerierna längs vestkusten, ha lockat hit Irländare till våra skärgårdar. Att phoeniciska kolonier för fiskfångst och fiskinsaltning funnos vid andra kuster, anser mången kunna slutas deraf, att t. e. benämningen *Malaga*, ett ebreiskt eller phoeniciskt ord, skall antyda, att der varit en sådan plats. Men vare härmed hur som helst, så ha de hufvudskålar vi här finna med de utsirade bronsvapnen en allt för stor likhet med de Irländska, af de äldsta konunga- och fursteslägterna för att vara tillfälliga. Jag har fragmenter — men kännliga funna i Skåne med brons — En dylik från en grafhög vid Hvitlanda i Småland redan funnen på 1770-talet och sedan förvarad i Kyrkan under namn af *Hvitlanda Jätten*, finnes nu i fragmenter på Museum i Lund. Den beskrefs och mättes af Landshöfding *TILAS* och mätten instämma i alla directioner på linien med O'Connors. Den här föreviste är den jag förut nämnt, som blifvit funnen i en snäckbank i Bohuslän på en höjd af åtminstone 50 fot öfver hafvet och som i forntiden omkommit der, då snäckbanken utgjorde hafsbotten. Det är märkvärdigt, att det andra skelettet, som låg i samma snäcklager, tillhör en helt annan stam nemligen just den mer smalpannade, som vi förut träffat i strid med landets första vilda inbyggare.

Jag nämde några ord om Baalskulten i Norden. Af hur stort anseende och inflytande denna Iriskt-phoeniciska stam i forntiden varit här i Sverige, kunna vi, oaktadt Historien derom tiger, sluta deraf att mycket af dess Druidkult blef upptaget i sjelfva den Odinska Walhallakulten t. e. Baldursmythen och mistelmythen (misteln har en hög rol i all Druidkult) Heimdalsmythen m. fl. Balder var en af Öfvergudarna i den Odinska Gudacyclen och troligen är Freya den samma qvinliga Gudomlighet, som dyrkades under många namn af flera Orientens folk. Odin eller Odinska religionens Öfverste prest i Sverige, han må nu ha varit enögd och försedd med en släggig hatt, som några påstå, eller haft hvad annat utseende som helst, en *menniska* måste han ha varit — efter han kunnat införa en ny lära — Walhallakulten — och dertill en förständig man, som ej försökte tillintetgöra de olika religioner, som vid hans hitkomst voro hos de olika folkstammarna härskande i landet, tvertom upptog och förenade han dem i en Corps för att bättre kunna sammanhålla och leda dem, och med dem folket. Dessa olika folkstammars olika Gudar förenade han till och med inom samma tempel, så att de skulle dyrkas på samma ställe. I Upsala tempel voro Thor, Odin och Frey. Det var en ytterst klok politik, som mer än allt annat måste ha bidragit att förena de skilda folkstammarna. Thor var Göternas Gud, hvilket jag längre fram kommer vidare att nämna. Att *Misteln*, som äfven upptogs i Odinska Religionskulten, hörde till den folkstam och den bronsbildning, hvarom här är fråga, bevises äfven deraf att man i Norra England funnit gamla druidlik inbäddade i Mistel och försedda med precis sådana bronsvapen som dem jag här förevisar.

Sedan vi nu som jag förmodar både genom craniernas vittnesbörd och genom de i Sagorna från Odinska perioden förvarade spår af en Druidkult och Baldersdyrkan och genom de i folkbruken likaledes ännu förvarade qvarlevnor efter en phoenicisk soldyrkan, öfvertygat oss, att här funnits Irländskt phoeniciska kolonier, så torde ej vara ur vägen att efterse — så vidt vi af deras qvarlåtenskap kunna sluta — hvad lefnadssätt de förde och på hvilken kulturgrad de stodo.

1) De hade *kavalleri*: käken af en häst; der fans ett helt hästskelet i en grafhög jemte bronsvapen. Ett stycke af ett betsel — likaledes af brons. En hästsko af *brons* skall ha funnits på Skara Veterinär-institut. *Sporrar* af brons med en spets i stället för hjul finnas i flera antiqvitets Samlingar.

2) Deras *krigsvapen* bestodo i a) *Värjor*, vanligen korta, alltid spetsiga och af vacker form; b) *lansar* af skön form, ofta vackert utsirade och stora, som det höfdes ett storväxt folk. *Romarne*, som i jämförelse med Celterna voro ett småväxt folk (hvilket man kan sluta af deras paniska fruktan för Germanerna, hvilka voro alls icke större än dessa Celter) hade äfven dylika lansar i början af brons, sedan af jern; men de voro så små, att de af Celterna i början föraktades, och troligen ansågos för barnleksaker. Man vet också, att de, Gallerna, i början slogo dem och intogo deras stad. Här är en Romersk laus af brons, en, annan från en sednare tid af jern, begge från Rom och begge lika små. c) *retractila kastvapen?* Celter; pålstafvar. d) *stridsklubbor* (morgonstjernor) hufvudskäl med 3-kantiga hål efter ett sådant vapen — d:to *en* med ett ansigte på ena sidan. e) *Sköldar* vackert utsirade, ha varit förgyllda — en liten parersköld, afpassad efter värjan. f) *stridslurar*.

3) *Prydnader* af *Guld* och *brons*. Guldet införde de först här i landet. Silfvret blef sednare infördt. Af guld hade de a) stora sköna halsringar som lågo utanpå kläderna och var en utmärkelse för högre Dignitärer. De lägre graderna hade dem af brons. Sådana halsringar af guld omtalas på flera ställen i phoeniciernas och Celternas krigshistoria.

b) *Diademer* — c) *Armringar* i spiral; d) Armringar som ej voro i spiral men dock öppna.

e) *Nålar* f) *Spännen* (fibulæ) g) *Örringar*.

4) *verktyg*: *knifvar* af flera former; äfven sådana som fullkomligt likna dem nuvarande *barberare* bruka. Äfven *chirurgiska amputationsknifvar*; *pincetter*; synålar; yxor m. m.

5) *Jagtpilar* trubbiga för att skjuta djur till pelsverk — annat ha de ej kunnat vara till.

6) Åderlåtningsinstrument.

Hvad denna folkstam heter i våra Sagor, är måhända ej lätt att bestämdt afgöra. En del anse den ha varit *Alferna*, de högväxta blonda. En del anse den ha betecknat *Jotnarna* — som dock andra anse ha varit en *Finsk stam* af det skäl, att då *Thor* Götastammens krigsgud drog i härnad mot Jotnarna, skedde alltid tåget åt öster — Och i Öster från Göterna eller Asarna bodde aldrig Celterna. — *Thor, Göternas* åskgud, hade ofta krig äfven med landets urinbyggare, som voro mer små-

växta än Thors folk, och här ha vi för ögonen exempel på en sådan strid. Jag är öfvertygad, att på denna väg skall fornsagan småningom få sin rätta tyding.

Sedan vi nu, som jag förmodar, blifvit fullkomligt öfvertygade derom, att här i Sverige funnits 2 folkstammar, den Iberiska och Celtiska, hvilka Historien ej känner och ej med ett enda ord omnämner, så begifva vi oss till undersökningen af en 3:dje folkstam, den med smalare långlagdt hufvud, som vi redan sett i kamp med landets äldsta inbyggare. Af denna folkstam, hvars hufvudskålsform framställes här⁷⁶ genom figurerna 6, 11 och 12, har jag fått cranier från vidt skilda ställen på Skandinavien och från vidt skilda tidsperioder. Det äldsta är det vid Tygelsjö funna; det tillhör den äldsta tiden, då stammen hit inflyttade. Den ägde då ej redskap af metall, men synes ha stått i beröring med någon Celtisk stam, emedan det ena skelettet bland de många som funnos tillsammans hade spiralförmiga bronzringar om armpiporna. På ett annat ställe i Skåne mellan Malmö och Lund har jag fått samma cranieförm ur en stensättning tillika med fragmenter af bronzvapen (n:o 11). På Öland är samma cranieförm tagen i en hög, om jag ej misstar mig tillika med jernvapen, och ganska bestämdt är, att cranium af samma förm blifvit tagit på öarna vid norra Norrige tillsammans med svärd af jern. Och ändtligen kan jag här framvisa ett cranium af samma förm, taget ur en mycket gammal kyrkogård i det inre af Vestergöthland, ett landskap, som allmänt anses vara Göthiska folkstammens äldsta egentliga stambyggd i Sverige. Der hade också Thorskulten sitt största och rikaste tempel, försedt med mer än 100 afgudabilder. Denna stam var också af alla den mest talrika och mäktiga i landet, då Odinska invandringen hit ägde rum. Dock har den icke blifvit från vetenskapligt Ethnologisk synpunkt så fullständigt undersökt som den förtjenar; och för min del får jag tillstå, att jag bättre känner den äldsta urstammens och den s. k. Celtiska folkstammens förhistoriska skick i Sverige, än den Vestgöthiskas. Det är ej blott sannolikt utan äfven säkert, att de Göther, som kommo i beröring med Celterna, erhöilo af dem bronzvapen och bronzprydnader, men ännu känner man icke, när Götherna började få jernvapen, om detta skedde före eller efter Odinska invandringen. Thors strid med jetten Rhugner tyckes häntyda på en tid, då Götherna ännu nyttjade vapen af sten, men detta bevisar icke, att de ännu hade sådana, sedan de blifvit ett stort och mäktigt folk.

6:te Föreläsningen d. 24 Maj 1847.

Under förra föredraget nämde jag den öfversvämning, som utgräft södra Östersjön och äfven plöjt Sundets strömfåra — visserligen ingendera så breda, som de nu äro; ty de utvidgas *ännu*, ehuru småningom och långsamt. Före denna öfversvämning var södra Skåne genom Danska öarna landfast med norra Tyskland och att så förhåller sig, derpå ha vi många både zoologiska och geologiska bevis. På den tiden, före öfversvämningen och då länderna voro sammanhängande, bodde redan länge menniskor i södra Skåne; dessa voro landets Ur-inbyggare, hvilkas stamförvandter nu sednast, i synnerhet genom Professor RETZII ethnologiska forskning, blifvit funna i så många skilda trakter af det sydligare Europa: som *Iberer* i Spanien och södra Frankrike; som *Boyer* i Schweitz, som *Pelasker* i Grekland — och från en annan sida äfven som *Samojeder* och *Lappar*. Likväl skulle jag anse det vara mindre riktigt, att belägga våra Skandinaviska Ur-inbyggare med *något* af dessa namn; de voro lika litet *Iberer* eller *Pelasker*, som *Samojeder* eller *Lappar*. Hvad namn de gåfvo sig sjelfva, känna vi icke, och om deras grannar af annan stam gåfvo dem någon benämning, så har denna utan tvifvel, liksom förhållandet alltid var mellan olika stammar, sjunkit till en föraktlig smädetitel. För vårt ämne är det också nog att veta, att dessa landets äldsta inbyggare tillhörde samma ur-åldriga folkstam, som först bebott nästan hela Europa och som från södren kommit hit, först till södra delen af landet, der den förde samma lefnadssätt, som andra stammar föra på bildningens lägsta steg, och der den af andra, likaledes invandrade stammar, småningom förträngdes eller utrotades, knappast till någon liten del med dem hopblandades. Ty under den råa hedendomen härskar allestädes ett förfärligt stamhat; den ena stammen vill ej en gång erkänna den andra för menniskor. Allt krig är då utrotningskrig. Det är först christendomen, som, der den får fästa sig, lärer menniskorna betrakta hvarandra som bröder, som medlemmar af en och samma släkt, under en och samma Fader. Sådana begrepp voro främmande ej blott för Nordens, utan för hela Europas äldsta vilda och halvilda inbyggare. Att denna, landets äldsta urstam småningom spridt sig längre uppåt landet, både åt östra och vestra kusttrakterna, är anledning sluta deraf, att ej blott sådana benpilar med flintskärfvor, som blifvit funna under Järavallen och som synas egna för denna stam, äfven träffats i torfmossar i Bohuslän — icke sällsynt

— utan äfven i Östergötland vid gräfningen af Götakanal. *Gånggrifter* äro funna på flera ställen i Vestergötland; men man har ty värr icke tillvaratagit hufvudskålarna af de skeletter, deri funnos, och således kan man ej bestämdt veta, att de hörde till samma stam, oaktadt grifterna voro lika.

Sedan denna stam under en *lång* tid haft sin bostad i den trakt af landet, som nu kallas södra Skåne, inträffade den förutnämnda öfversvämningen, som utgräfdde södra Östersjön och Sundet. Det synes mer än blott sannolikt, om alla förhållanden öfvervägas, att norra delen af Östersjön, före denna tidsperiod, utgjort en hafsvik, som genom de trakter, der nu Ladoga och Onega ligga, varit öppen åt norr, åt nuvarande Hvita hafvet. Om vi nemligen blott antaga, hvilket synes vara svårt att bestrida, att den rörelse i jordytan, som vi nu varseblifva, genom höjning i norr och sänkning i söder, under flera årtusenden fortfar; så blir det en nödvändig följd, att dessa lågländta trakter mellan Hvita hafvet och Finska viken, för icke just många årtusenden sedan, varit haf. Och på hela denna sträcka finnas fläcktals fossila kvarlevor efter ännu lefvande hafsälster, såsom vittnen af ett jemförelsevis nyligen undansjunket haf. Och detta fenomen instämmer också med de gamla Geografers och Historieskrifvares uppgifter, som lemnat underrättelser om vår Nord. Jag skulle med anledning häraf vilja erinra, att de, som företaga sig att tolka de äldsta Geografers och Historieskrifvares uppgifter om vår Nord, borde något mer än hittills skett taga i betraktande de geologiska förändringar, som måste ha inträffat; de skulle då icke alltid anse de gamla ha haft oredig eller ofullständig kännedom, derföre att deras uppgifter icke instämma med närvarande tids förhållanden.

Denna öfversvämning, som utgräfd södra delen af Östersjön och Sundet ⁷¹, skulle bäst kunna förklaras, om man finge våga en gissning, hvilken jag också, blott som sådan framställer, att nemligen den landthöjning i norr, med motsvarande landsänkning i söder af Skandinaviska vallen, som vi följt tillbaka under 300 år och sedan under 1000 år, och sett, att den under hela denna tid varit jemn, långsam och homogen, någon gång, under en vida äldre forntid, skett genom en hastig uppskjutning, vare sig blott till några fot i norr, och några tums motsvarande sänkning i södra delarna af landet. Till sådana jordytans mer hastiga lokala uppskjutningar, skulle vi äfven kunna uppsöka bevis, äfven från en långt sednare tid. Härigenom skulle vi, må hända, bäst kunna förklara, ej blott att en så väldig vattenmassa blifvit kastad öfver det lågland, som var beläget mellan nu varande Pomern och Skåne, utan äfven de fenomen jag förut nämnt, att genom denna flod stora Hvalar blifvit med grus och sand kastade upp, der nu är land. Jag har förut nämnt, att ett helt skelet af ett sådant kolossalt hafsdjur blifvit år 1722 funnet i sanden ett stycke upp i landet ofvan Ystad, och att skilda ben af samma djur träffats äfven längre in i det inre af Skåne. I allt fall är det säkert, att landet mellan Östersjön och Oceanen varit haf, äfven *sedan* den nu varande organiska Naturen tillkommit; detta antagande är ingen gissning, utan grundar sig på iakttagelser af verkliga naturhistoriska fakta.

Sedan vi sett de äldsta inbyggarnes jagtvapen, fiskeriredskap, verktyg, grifter och boningar m. m. och deraf slutat till deras lefnadssätt, framställde jag en annan likaledes förhistorisk folkstam, den iriskt-phoeniciska, som både till Craniiformen och bildningsgraden varit vida skild från den förra och från alla andra i Skandinavien förekommande förhistoriska folk. Jag vill ej kalla den *Celtisk* af det skäl, att denna benämning blifvit tillagd folk, af helt olika stam; i mina Ur-invånare har jag kallat den *Kimbrisk*, men äfven detta kan måhända leda till oriktiga föreställningar. Den har bott i de södra och vestra trakterna; men spridt sina konstalster äfven till några andra delar af landet. Dessa konstalster äro af brons och merendels arbetade i sköna former och med prydliga zirater. Det ligger en viss orientalisk smak öfver hela denna bildning, äfven jemförd med den sednare i landet inkomna, Romerska jernbildningen. Jag förevisade några fragmenter deraf, äfven som jag sökte genom Cranier ådagalägga, att denna stam och denna bildning kommit till oss från Irland — och till Irland från Phoenicien. Äfven sökte jag fästa uppmärksamheten derpå att den folkstam, som hit infört bronsfabrikaterna och som varit phoeniciska *Baalsdyrkare* d. v. s. Soldyrkare (ty *Baal* är solen), haft druidkult, likasom *Celterna* i Gallien. Likaledes sökte jag fästa uppmärksamheten på de dunkla spåren, som ännu hos oss förefinnas i södra och vestra Sverige efter denna *phoeniciska* folkstams soldyrkan och druidkult. Att *misteln* i all *Druidkult* innehar en vigtig rol, är allmänt bekant. Galler och Kimbrer, som egentligen voro samma folk, ansågo ingen ting så heligt som mistel ur ekträ — jag får i förbigående nämna, att mistel är en parasitväxt lik en buske, som der och hvar växer på andra träd, isynnerhet *ekträäd* och håller sig grön alla årstider. —

En viss dag på våren steg den förnämste Druiden — Öfverstepresten — upp i eken och afskar växten med en helig knif. Denna knif (fig.) har troligen varit använd till ett sådant bruk, ty den fans i en Druidgraf tillsammans med sådana heliga *stenpilar*, med hvilka offerna blifvit dödade. Vid Whitby i Yorkshire fanns för några år sedan i en jordhög en kista gjord af en hel ekstock, och deri låg ett menniskoskelett af samma stora dimensioner som de öfriga Iriskt-phoeniciska. Bredvid det lågo precis sådana bronsvapen, som dem vi finna hos oss — men hvad som förtjenar mest uppmärksamhet är, att liket låg inbäddadt i *mistel*; af denna anledning tog man också i England för alldeles gifvet, att det tillhört en Druid af högre rang. Det var utan allt tvifvel just denna folkstam, som bodde i det sydligaste *Thule* (Skandinaviska halfön), då *Pytheas* fick kunskap derom i England, redan 300 år för Christus, och som redan då hade der infört åkerbruk; ty *Pytheas* berättar, att säden bergades i stora hus och tröskades deri — till skilnad från södrens bruk att tröska säden på öppna platser under bar himmel — och att denna stam idkat åkerbruk, se vi af deras *skärvar* af brons.

I Odinska Valhallareligionen sådan den härstädes inrättades innehade äfven *Misteln* en stor betydelse, just vid den der intagne phoeniciske Solguden *Baals* eller *Balders* kult. *Balder* är nemligen blott en fornsvensk form af ordet *Bal*. Det var med *misteln*, som *Balder* blef ihjelskjuten af den blinde Höder, på anstiften af

Loke, som framtog Misteltenen, gjorde deraf en pil och rigtade pilen på Balder. Han visste, att Freya, som tagit ed af alla lefvande och döda ting att ej skada Balder, glömt att taga ed af misteln. Balder föll och hela naturen begrät hans död. Så sörjer och tvinar bort, ännu i dag, hela Naturen, då Solen aflägsnar sig. Nanna var Balders maka; då Balder föll, brast Nannas hjerta, och hon lades på samma bål som Balder, och Thor helgade bålet med Mjølner och öfverlemnade det åt lågorna. I detta ligger en betydelse, som jag längre fram kommer att vidröra. Jag vill här blott tillägga, att Misteln ännu både i Skåne, der han kallas *flygrönn*, och i Vestergötland m. fl. ställen har hos allmogen en mystisk betydelse, som äfven antyder en dunkel reminiscens om den phoeniciska Balskulten.

Derefter sökte jag framställa en tredje folkstam med en från de begge föregående skild hufvudskålsform, den är mer smal och mer kullrig med mer spetsig nacke, dock *ovat* — ej *oval*. Denna stam hade inkommit i landet före den phoenicisk-Iriska; men stod då på en vida lägre bildningsgrad; den nyttjade i början verktyg af sten och djursben; men fick efter hand metall. Denna stam blef vida mer kringspridd i landet än någon af de föregående, och den synes här ha tagit sitt hufvudsakliga stambåll på Vestgötaslätterna, hvarifrån den spridde sig åt flera håll. Vi ha sett kvarlevor deraf från forntiden i Skåne, på Öland, i Vestergötland, Bohuslän och på öarna vid Norrige ända upp vid Helgeland. Vi ha sett den med verktyg och vapen först af sten, sedan af brons och sist af jern. Således har den här bibehållit sig under alla bildningsgrader. Det är i min tanka den *götiska*, som dyrkade Thor och var den största och mäktigaste i landet vid den Odinska invandringen hit. PROCOPIUS, som berättar detta, skiljer denna folkstam, som han kallar Gautar, påtagligt från de Göther, som krigade med Romarne i södra Europa. — På Skandinaviska halfön hade dessutom redan inflyttat många flera stammar — eller måhända i början hushåll, som efter hand utbredde sig hvar i sin trakt, och tog sig eget namn, för att skilja sig från de andra, oaktadt de ursprungligt kunde höra till samma folkstam. Professorn D:r SCHLYTER har fullständigast och bäst utvecklat detta förhållande i en liten, men innehållsrik och ypperlig afhandling under rubrik af: *Sveriges äldsta indelning i landskap*.

PTOLEMÆUS, som skref sin Geografi i 2:dra århundradet efter Christus, anförde 6 eller 7 folkslag på de Skandinaviska öarna, och PROCOPIUS, som skref i 6:te seklet, nämner 13 folk i samma Skandinavien, som han kallar *Thule*, och af hvilka, som redan nämndes, Gautarna var den största och mäktigaste.

Den märkvärdigaste af alla folkvandringar till Sverige är dock den, som skedde under ledning af de s. k. *Asarna* eller *Osserna*, hvilka hit införde Odinska religionen och utvecklade den här i Mälardalen till *Valhallakult*. Denna för Sverige och dess historia viktiga tilldragelse har man vanligen satt i seklet före Christus. Men det finnes ganska många äfven ethnologiska skäl, att anse denna tidepunkt mycket för tidig för nämde invandring. Isländaren STURLESON, som i sina *Konungasagor* bäst och fullständigast beskrifvit denna invandring, har påtagligt upptecknat den, som han också sjelf nämner, efter traditionella öfverlemnanden,

hvilka gått från slägt till slägt. Hufvudinnehållet af hans berättelse kan och måste derföre vara tillförlitligt, oaktadt ej *tiden* kan genom hans uppgifna genealogier noga bestämmas. Ehuru STURLESONS berättelse om den Odinska invandringen är allmänt känd, tager jag mig dock friheten att i korthet erinra om dess hufvudsakligaste innehåll, för att sedan jemföra den med en berättelse af en annan författare från en helt annan tid och ett helt annat land. Denna jemförelse har jag framlagt i *Witterhets Historie och Antiquitets Akademien*; och jag tager mig äfven den friheten att deraf här lemna ett kort utdrag, för att sedan deröfver tillägga några ord.

STURLESON berättar i sin Ynglingasaga, att då Odin utvandrade från ett ställe kalladt »*Asgård*» norr om Svarta hafvet vid floden Tanais (Don-floden), der ännu namnet *As-hof* eller Assov synes bevittna uppgiftens historiska sanning, tog han med sig sina *Diar* (hvilket ord betyder både höfdingar och offerprester) och »en stor mängd annat folk». Sjelf innehade han som Chef högsta både andliga och verldsliga makten. Han tågade undan för Romerska härar, som den tiden ströfvade kring i landen; men han lemnade dock bröder efter sig derute. Han ställde först sitt tåg åt vester inåt Gardarike, som man förklarar med någon del af nuvarande europeiska *Ryssland*, der *slaviska* eller slavonska folkstammar bodde; derefter vände han sig ned åt Saxland, som var en del af Tyskland, och derifrån tågade han åt norr till hafvet, der han (för en kortare tid) tog sin bostad på en ö, »som heter Odins ö i Fyen». Derifrån sände han Gefion norr öfver Sundet för att uppsöka nya länder. Hon kom då till en kung, som het Gylfe, som bodde vid Mälaren och som äfven egde och gaf henne ön Seland. Detta måste vara den dunkla Sagans mening. Att Gylfe bodde i Mälarkrakten, synes tydligt af den uppgifna riktning, i hvilken resan till och från honom skedde. Då Gefion återkommit och »Odin genom denna beskickning förnummit, att der voro goda länder öster ut hos Gylfe, for han dit»; och Gylfe tog fredligt mot honom, ty Odin var honom öfverlägsen uti allt, som hörde till den tidens bildning, och utan tvifvel hufvudsakligast i hvad som rörde krigsväsendet och den tidens theosofi; hvilket också uti fornsagorna omissskänligt antydes. Odin fick sätta sig ned vid Mälaren på det ställe, som nu (säger STURLESON) kallas *Siggetun*, och han byggde der ett stort tempel, hvaruti offrades efter Asarnas sed. Det var troligast på *Håbolandet* han med sitt folk utvecklade sin koloni.

Vidare omtalas i samma berättelse, att då Odin kom till de nordiska landen hade han icke blott sina *Diar*, furstar, offerprester, med sig, utan äfven sina *män* d. v. s. *krigare* och dessas rustning och »berserkagång» beskrifves. Derjemte omtalas, att Odin lärde sina flesta idrotter åt sina offerprester, och dessa voro honom närmast i all visdom och som det på den tidens språk heter »*trollkunnighet*». Många andra togo också mycket deraf, och från den tiden, nemligen då Asa Odin inkom i landet, utbreddes trollkunnighet vidt och bredt, folket offrade till Odin och de tolf »*Asahöfdingarna*», kallade dem sina gudar och trodde sedan länge på dem (STURLESONS ord). Allt detta säges påtagligt om det folk, som redan bodde i lan-

det, ej om dem som Odin förde med sig; ty dessa kunna väl ej antagas hafva fått en ny religion i och med det samma de med Odin inträdde inom Sveriges gränser. Vidare berättas, att Odin införde i sitt nya land *samma lagar som varit gällande hos Asarna*. Det var ju således bland hans nya undersåter, de infördes, och icke bland de medföljande Asarna, hos hvilka dessa lagar redan voro gällande. Detta land var *Svithiod* och dessa nya undersåter voro »*Svearna*». Med dessa ingick han den öfverenskommelsen, att *de* skulle betala honom skatt och *han* med sina män »värna deras land och offra för dem till godt år». De öfverlemnade således åt honom och hans medhafda *höfdingar* högsta andliga och världsliga makten. Denna öfverenskommelse behöfde han ju icke här träffa med sitt eget medhafda folk; ty hos dem innehade han och hans *höfdingar* samma chefskap, redan innan de tågade ut från Asgård. *Svear* bodde således påtagligt i Sverige, redan före den STURLESONSKE Odins hitkomst, och Gylfe var då Svearnas konung. Namnet »Svithiod hin mickla edr kalda» hos STURLESON, på det land, som låg norr om Svarta Hafvet, synes antyda, att de här boende *Svearna* i en föregående, kanske långt äldre, tid hade utvandrat från samma land och att de således voro äldre stamförvanter med Asarna. När i tiden dessa äldre *Svear* inkommit hit till mellersta Sverige, förmäler ingen tradition; men när TACITUS skref sin *Germania*, således kring 100 år efter Christus, voro *Svearna* (*Sviones*) redan ett mäktigt folk, försedt med vapen och skepp samt med monarkiskt statsskick; och monarkiskt statsskick rådde också härstädes hos Gylfe ännu vid Odins hitkomst. Men *Svionernas* plägseder, sådana som TACITUS beskriver dem, synas hafva upphört efter Odinska invandringen; ty till sådana finnes intet spår, icke ens i våra äldsta Sagor.

Med denna STURLESONS berättelse om *Odins* och dess Diars furstliga tåg till nordnorden har jag på ethnologisk väg kommit att jemföra PROCOPII berättelse om *Herulernas* likaledes furstliga tåg från ungefär samma trakter af Asien till vår Skandinaviska Nord. PROCOPIUS, som varit Belisarii följeslagare under dennes flesta krigståg, lefde vid Ost-Romerska kejsarl. hofvet i Constantinopel i medlet af 6:te seklet. Han har på Grekiska språket författat ett verk öfver Historien om de krig, genom hvilka under Kejsar Justiniani regering, det Vandaliska riket i Afrika och det Götiska i Italien förstördes. Sjelf hade han med Belisarius bevistat båda dessa fälttåg. Han berättar om en folkstam, som kallade sig *Heruler* eller *Eruler*, att de i gamla tider bott bortom floden *Donau*, norr om Svarta hafvet, och således just i samma trakter, hvarifrån STURLESON låter Odin och Asarna utvandra. I 3:dje seklet bodde dessa *Heruler* vid Assovska sjön. De beskrivas som ett ytterst stridbart och tappert, men hersklystet och oroligt släkte; de angrepo ideligen sina grannar, den ena efter den andra, besegrade dem och sköflade deras tillhörigheter. Omsider anföllo de ett folkslag, som kallades *Longobarderna*, hvilka redan antagit christendomen, och de gjorde dem skattskyldiga, tvärt emot andra folkslags sed, som der bodde. Härvid erinra vi oss, att äfven Odin och Asarna togo skatt af härstädes före dem boende folk. — Sedan Anastasius bestigit Romerska Kejsarthronen och *Herulerna* ej vidare hade några att anfalla, sutto de stilla i tre år; men de blefvo

högligen utledsna vid freden. De antastade då sin Konung *Rodulf* så länge med beskyllningar för feghet och dylika tillmälen, att han såg sig nödsakad att å nyo anfalla Longobarderna med krig. Dessa anhöllo flera gånger att på fredlig väg få uppgöra tvisten, men det half icke; Herulerna ville ha krig och Longobarderna måste dertill beqväma sig. I sin nöd och förtviflan grepo de då till vapen och de öfvermodiga Herulerna, som, alltid vana att segra, hade illa beredt sig, ledo ett stort nederlag. Denna afgörande drabbning stod i Ungern kring år 500 efter Kristus. De öfverblifna Herulerna förföljdes och flydde i två hopar, af hvilka den ene tågade åt Illyrien och fick, efter många äfventyr, slutligen af Kejsaren ett landstykke att bebo i Dacien vid staden *Siggedón* eller *Siggetún* — alldeles samma namn som STURLESONS *Siggetun* och vårt Sigtuna. Detta skedde kring 527.

Den andra truppen ville ej gå öfver Donau, utan tågade för att fästa sina bostäder i verdens yttersta delar. Denna trupp »anfördes af många som härstammade af kongligt blod». — Odin hade också med sig sina *Djar* d. ä. *furstar*, och »mycket annat folk». — Härvid kan också erinras, hvad Historien känner, att Sveriges äldsta adel bestod af idel Konungar, nemligen Härads- och fylkiskungar. — Denna Herulertrupp tågade genom *Slaviska* folkslags länder, hvilket är liktydigt med STURLESONS *Gardarike*. Derefter ströko de öfver en stor ödemark och kommo till Varnerna, hvilka bodde i Meklenburg och således i en del af det gamla *Saxland*. Vi erinra oss, att äfven Asarnas tåg gick från Gardarike till Saxland. — Derifrån tågade Herulerna, likasom Asarna, in i Danernas land. — Ingen af dessa folkslag öfvade mot dem någon våldsamhet; de fingo, enligt PROCOPÍUS, fredligt genomtåga, alldeles som Asarna hos STURLESON. Sedan de framkommit till hafvet, gingo de om bord och seglade till *Thule* och der satte de sig ned hos Gauterne och der blefvo de kvar. Hvad *Thule* är för ett land hos PROCOPÍUS, är mycket tydligt af hela beskrifningen: det är Sverige. — Han beskrifver äfven *Skridfinnarna* eller Lapparna i dess nordligaste del. I *Thule* voro då 13 folkslag; bland dem voro Gauterna de talrikaste. Hos dem fingo Herulerna sätta sig ned. De der ute i södren kvarblifna hoparna af Heruler, hvarvid man må hända kommer att tänka på Odins kvarlemnade bröder (enligt STURLESON) hade många äfventyr. Slutligen anföllo de helt oförmodadt sin kung *Ochon* (Håkon) blott af ett infall de fått, att de ej mer ville ha någon kung. Men på brottet följde snart ånger, då de besinnade, att de ej kunde vara utan anförare. Efter flera öfverläggningar stannade de omsider i det beslut, att någon, som var född af deras konungaslägt, skulle hemtas från *Thule* d. v. s. Sverige, för att blifva deras kung. — Detta skedde kring år 530 och således omkring 20—30 år efter Herulernas tåg hit till Sverige, och PROCOPÍUS tillägger, att *här* ännu funnos många af deras konungaslägt. De hade således stannat kvar och för alltid bosatt sig här i Sverige. En del Heruler tjänstgjorde då i Constantinopel och hade der samma förtroende som sedermera *Väringarna* — hvilka utan tvifvel voro af samma folk — nemligen att utgöra Kejsarens livvakt.

Hvad PROCOPÍUS berättar om Herulernas krigsrustning är i korthet följande: Efter gammal sed gå de till strids nästan utan någon kroppsbeklädnad. Ty de

skydda sig hvarken med hjälm eller *brynja* eller något hvad det vara må förutom en *sköld* och en gördel, hvarmed de äro omgjordade. STURLESON anför nästan det samma, ehuru med andra ord om Odins kämpar: de foro åstad, säger han, *utan brynja* och voro galna som hundar eller vargar, beto i sina *sköldar* och voro starka som björnar eller tjurar. Naturligtvis är detta af STURLESON nedskrifvet efter någon poetisk målning.

Beträffande Erulernas religiösa inrättningar berättar PROCOPÍUS: »Erulerna voro begifna på att dyrka många gudar, hvilka de ansågo skäligt att försona med mennisko-offer». Härvid må anmärkas, att mennisko-offer äfven tillhörde Asa-kulten i Sverige, oaktadt man velat neka det; och samme PROCOPÍUS, som beträffande förhållandena härstädes synes vara väl underrättad, förtäljer, att »Thuleboarne» (nemligen på PROCOPÍI tid och således *efter* Erulernas invandring) dyrkade många gudar, i luften, i vattnet, i jorden, och voro ifriga offerare. Det förnämsta offret ansågo de vara den förste fången, som de togo i hvarje batalj; denne offerade de åt Mars (*Odin*), som de ausågo för den högste bland gudarne, och de offerade honom icke på det sätt, att de helt enkelt dödade honom, utan derigenom, att de hängde honom i träd eller kastade honom på spetsar. Att Svearne offerade människor och upphängde dem i träd åt *Odin* (som också kallas Hangadrott), instämmer äfven med hvad de första christna missionärerna af ett ögonvittne hört förtäljas om förhållandet i *Odins* lund vid Upsala afgudahus. Vidare berättar PROCOPÍUS: »genom sina lagar voro Erulerna ganska olika de öfriga folkslagen; ty det var hos dem icke tillåtet, att ålderstigna eller sjuklingar fingo fortsätta sitt lif; men då någon blifvit gammal eller sjuk, så tvingades han att anmoda sina anförvandter att med första skaffa honom tillfälle att blifva afdagatagen. De lade honom då upp på ett hopstappladt stort bål, och skickade till honom en med dolk väpnad Eruler, likväl icke någon, som med honom var i skyldskap; ty man ansåg det för skändligt, att dråpet verkställdes af en anhörig. Då den som dödat deras anförvandt återkommit, nedbrändes genast all veden derigenom att facklor kastades in i bålet. Sedan lågan satt sig, samlade de benen och jordade dem genast». Härvid erinra vi oss äfven en plägsed, som var gemensam för Herulerna och Odinsdyrkarne här i Mälartrakten. PROCOPÍUS berättar, att då en man affidit, var det hustruns hederspligt att låta döda sig på hans grafhög; gjorde hon det icke, så lände sådant henne till ständig vanära och hon blef under hela sin lifstid föraktad och förföljd i synnerhet af mannens anhöriga. Spår till samma plägsed finna vi på många ställen hos Asakultens dyrkare. Jag har förut anført, att då Balder dog, brast Nannas hjerta och hon blef lagd på samma bål som han. I en redaktion af *Olof Trygvadsons Saga* förekommer, att egentliga orsaken, hvarföre *Sigríd Storråda* skilde sig vid *Erik Segersäll* och resté tillbaka till sin far Skogar Toste i Vestergötland, var den, att Erik hade i sin nöd, före slaget på Fyrisvall, gjort det högtidliga löftet att om han segrade skulle han efter 10 års förlopp offra sig åt Odin, och som denna tidpunkt snart lærer varit inne och den sköna *Sigríd* icke hade lust att offra sig åt Odin, lemnade hon kung Erik och reste till Vestergötland, der en helt annan

religion rådde och der hon snart fick friare, af hvilka hon innebrände ett par, som hon ej tyckte om, — det hörde till *den* tidens barbariska sed — och gifte sig slutligen med en Dansk konung.

Taga vi nu en öfversigt af det hufvudsakligaste innehållet utaf hvad PROCOPIUS anför om sina Eruler, och afräkna den öfverdrifna hätskhet, hvarmed man påtagligt ofta beskrifvit dem, så torde följande stå kvar såsom obestriddigt och säkert:

1) Erulernas tåg hade i forntiden utgått från trakterna norr om Donau, och fortsattes genom Danmark in i Sverige; Asarnas tåg började från samma trakter och slutades på samma sätt.

2) Den krigsrustning, som *Odins* kämpar buro, var densamma som *den*, genom hvilken Erulerna voro så utmärkta bland andra folkstammor.

3) Erulerna och Asarnas afkomlingar hade samma religionsbruk: de dyrkade många gudar, till hvilka de äfven offrade menniskor. Ingen man fick sotdö; blef någon gammal, skulle han låta döda sig med spjutudd, hvarefter han blef bränd på bål. Äfven till den af PROCOPIUS anförda plägseden hos Erulerna, att det ansågs hederligt för hustrun att döda sig då hennes man affidit, finna vi spår hos Asa-kultens folk. Jemf. WERLAUFF: *Försög til at oplyse og forklare PROCOPS Efterretninger om de nordiske Lande* sid. 64¹.

4) Namn, som förekomma hos Erulerna (de enda kvarlevorna af deras språk), äro de samma som vi finna hos de Skandinaviska Asarnas afkomlingar: *Rodulf* eller *Rolf* och *Hakon* äro väl kända kunganamn i Nordens äldsta historia. WERLAUFF har uppräknat en mängd p. a. st. sid. 54. De Eruler, som efter nederlaget i striden med Longobarderna gingo öfver Donau, hade i Dacien en stad, som kallades *Siggedón*; de Asar, som tågade åt Skandinavien, byggde der en stad, som de kallade *Siggetun*. Vid denna namnlighet fäster jag dock icke särdeles stort afseende, då jag ej känner hvad det var för ett folk, som byggt *Siggedón* eller *Singedón*.

5) Erulerna voro ett stolt och högmodigt folk; och sjelfva namnet *Eruler* eller *Heruler*, hvarmed de betecknade sig, och som förklaras med *Heriles*, *Earlar* (*Jarlar*)², utmärker, att de ansågo sig sjelfva för herrar och herrskare. Denna benämning innebär en ethnografisk egenhet; ty vanligen hafva folken tagit namn af ungdomlig raskhet, mod och tapperhet, eller ock hafva de kallat sig de »talande» — de som tala ett och samma språk — eller helt enkelt »menniskor». Erulerna deremot hafva tagit sitt namn af höghet och förnämhet. Åtskilligt i deras historia, hvilket också WERLAUFF s. 54 anmärker, häntyder på en mäktig aristokrati; många af kunglig ätt voro anförare för dem som tågade upp till *Thule*, och då de kvarblifna sedermera skulle derifrån hemta sig en Kung, omtalas också, att der ännu (omkring 20 år derefter) funnos många af Erulisk konunga-ätt i *Thule*.

Vända vi oss i detta hänseende till de Odinska Asarna och deras ättlingar,

¹ Härvid kan tilläggas hvad Dr. WIESELGREN anför i »Virdaland» sid. 316. not. (Sednare anmärkning)⁷⁸.

² ISIDOR AF SEVILLA tolkar namnet *Heruli* med *Domini*, herrar. WERLAUFF s. 54.

så träffa vi hos dem alldeles samma karakters-drag. Den jordfläck, der de vid Mälaren först nedsatte sig, kallade de *Håbo*, de höga inbyggarnes hem eller det höga hemmet; der låg äfven *Håtuna*, den höga staden. Samma bemärkelse ligger i namnen Upland, Up-Svear, Upsalir, i hvilka sammansättningar ordet *up* betecknar det högsta, förnämsta, hvilket också Profess. SCHLYTER redan anmärkt i sin anförda Afhandling s. 27 not. 18. — Allt som tillhörde dem hade således benämning af höghet och förnämhet, och denna öfvertygelse om förnäm börd bibehöll sig ända fram i en långt sednare tid, ty då Svear och Göter tvistade om konungavalet, och Göterna ville göra sin rätt gällande, derföre att de voro landets äldre inbyggare, åberopade Svearna sina högre anor. På samma sätt talar Eruler-anföraren *Pharas* till Vandalernas Kung *Gelimer*: *äro icke äfven vi Eruler af förnäm börd och berömma oss dock nu af att tjena Kejsaren.*

6) Erulerna voro ett ytterst stridbart och tappert, men derjemte herrsklystet, oroligt och ostadigt slägte, som aldrig kunde lefva i lugn, utan alltid skaffade sig tillfälle till strid. Hjeltemod och förakt för döden voro deras utmärkande egenskaper. (Jemf. ASCHBACH s. 53). De slogos ofta blott derföre, att det utgjorde deras högsta glädje och lycka att få slåss¹; man kan derföre vara temligen säker på, att den sällhet, de väntade sig i ett kommande lif, föreställde de sig hufvudsakligast bestå uti ideliga slagsmål och strider, likasom Enheriarnas sällhet uti *Odins* Valhalla. Det var påtagligt en aristokratisk krigarestam, som väl hade Konung, men »många voro af kungligt blod» och ansågo sig således vara högättade.

Betrakte vi i detta hänseende de Odinska Asarnas ättlingar, så träffa vi hos dem alldeles samma skaplynne. Sjelfva Valhalla-läran har omisskänligt uppkommit hos ett sådant folk. För att öfvertyga oss derom, behöfva vi blott erinra oss Enheriarnas nyssnämnda sysselsättning i Valhalla. Ett sådant himmelrike kunde endast diktas hos och för en aristokratisk krigarekast. Än vidare: för att ådagalägga, att Asa-ättens afkomlingar uti allt väsendtligt liknade Erulerna, torde jag få i korthet erinra om de förras inre och yttre förhållanden. Hvad de förra beträffar, så veta vi, att Nordens äldsta adel bestod af män utaf kungligt blod, som för sin börd voro och kallades *Jarlar* (Earlar d. ä. Eruler).

Sina slafvar behandlade de som ting, hvilka de kunde använda hur de behagade; samma förhållande egde rum hos Erulerna. Vidare: knappt har historiens gryning börjat, förrän vi se Ynglingaättens medlemmar inbegripna uti inbördes utrotningskrig; och dess siste ättling, biltog för fadrens försök att utrota de med honom beslätade småkungarna, måste söka sig en fristad uti en aflägsen bergig och skogig landsort. I Norrige, der dess afkomlingar uppträdde, förnyades under *Harald Hårfager* samma inbördes utrotningskrig; och på Island, dit en stor del flydde undan segraren, fortsattes likaledes samma uppträden.

Sådana voro de inre förhållanden bland Asaättens afkomlingar, och i förhållande till sina grannar hade de samma sed som Erulerna, att ideligen öfverfalla dem med krig. Äfven vikingatågen hade från dem sin upprinnelse.

¹ Jemf. bland annat ASCHBACH s. 55, såsom bevis på Erulernas oemotståndliga lust att slåss.

7) Erulerna utmärkte sig icke blott för högsta grad af tapperhet; de gäfvom stundom äfven prof på högsinnet och ädelmod: *Pharas'* uppförande mot den in spärrade Kung *Gelimer* vittnar på en gång om orubblig trohet mot sin herre, och mensklighet och ädelmod mot en olycklig fånge. Sådana storartade karaktersdrag äro icke heller främmande för Nordens äldsta historia.

Men det vore för vidlöftigt att här uppräknat alla skäl för min öfvertygelse att STURLESONS Asar äro PROCOPII Eruler; jag torde blott få erinra: Till de skäl jag anförde för den mening, att Valhalla-kultens stiftare var anförare för de furstliga Eruler, som hit inflyttade vid år 500 efter Christus, må äfven följande tilläggas: PROCOPIUS berättar, att *många af kungligt blod voro anförare* för den Eruliska trupp, som tågade till Skandinavien; och säkert togo desse med sig de bättre af folket. Det var den mest ansedda del af stammen, som tågade hit; de kvarblifvande voro sämre, och det är just för dessa sämres uppförande som hela stammen beskyldes för råhet, fylleri, otukt o. s. v. — Anförarne af kungligt blod och de kärntrupper, de anförde, fingo fredligt genomtåga olika folkslags länder, hvilket väl bevisar att de ej ofredade invånarne. Att dessa många furstar af konungasläkt, inkomna i Sverige, skulle af gamla stamförvandter blifva väl mottagna, är åtminstone mycket troligt¹. Då vi nu historiskt kunna bevisa, att omkring 20 år efter denna händelse de kvarblifna Erulerna hemtade sig en Konung från Sverige af Erulisk konungaätt; så följer häraf, att Eruler-furstarne blifvit bosatte i landet och att de der kommit att bibehålla sitt anseende. Men vi kunna väl antaga, att likasom denna furstestam var den mest högsinta bland Erulerna, var den också den mest herrsklystna. Af hvad man känner om Erulernas national-karakter kan man också med temlig säkerhet sluta, att denna furstestam under tiden antingen på fredligt sätt blifvit herrskande i landet, eller också skulle den med krig och härjningar hafva anfallit der varande inbyggare, för att öfver dem skaffa sig herrskarevälde. Sådant hade Erulernas uppförande ofta varit; ty att de länge kunde hålla sig stilla, var alldeles mot deras natur. Men om detta inträffat sedan, efter den vanliga tideräkningen, den mäktiga och herrsklystna Ynglinga-ätten redan omkring 5 eller 600 år varit herrskande i landet, så skulle utan allt tvifvel uti sagan åtminstone *något* hafva blifvit uppbevaradt om så stora och märkliga tilldragelser. Allt detta synes mig endast kunna förklaras genom antagandet, att just denna herrsklystna Ynglinga-ätt var Erulernas afkomlingar. Än vidare: det är en allmänt antagen mening, att det till största delen, om ej helt och hållet, var Asarnas och Ynglinga-ättens afkomlingar, hvilka såsom Konungar, sjökonungar eller andra kämpar från Norrige, Sverige och Danmark anförde de härjande inkräkningstågen och de roflystna vikingatågen, som utgingo från Skandinavien. Men om denna utmärkt krigiska och herrsklystna folkstam hade hit inkommit redan i seklet *före* Christus, och om det varit denna, som TACITUS, i seklet efter Christus, kallar *Sviones* och säger vara mäktig genom manskap, vapen och skepp; så är det alldeles obegripligt,

¹ I synnerhet som dessa nykomlingar ofta hade inlagt stor krigsära.

att den ej förr än efter 900 års vistande härstädes utvecklats sitt skaplymne och rusat ut i härjande tåg. Och det är dock historiskt säkert, att inga vikingatåg från Skandinavien utfördes till England, Irland, Frankrike o. s. v. förrän i slutet af 8:de och hufvudsakligen i 9:de seklet; och att vi ungefär från samma tid finna spår efter härtåg, som härifrån utgått till länderna öster om Östersjön. Alla dessa svårigheter synas mig häfvas med antagandet, att denna Asastam icke förr än i början af 6:te seklet blifvit i Skandinavien bosatt och först från denna tid härstädes börjat sin utveckling. Att ett par århundraden åtgått, innan »stugan blef för trång» för de herrsklystna furstesönerna, befinnes väl vara ganska förklarligt. Ännu mer: det är allmänt bekant, att den mäktigaste delen af Eruler-hären och just den, som anfördes af furstarna af kungligt blod, helt och hållet försvunnit från historiens skådeplats, utan att något dess nederlag omtalas, ända från den stund, då den lemnade fasta landet och satte öfver till Thule; detta bevisar, att den icke återkommit inom den då varande historiska världens gränser, der den först åter synes hafva verkamt uppträdt ett par sekler derefter i de härjande vikingatågen.

Till dessa historiska och ethnologiska data, kan äfven läggas det antiquariska bevis, att den invandrade krigiska stammen påtagligt haft vapen af jern; ty sådana finnas talrikare här i Mälardalen och kringliggande trakter än på något annat ställe i Sverige. I södra Sverige och än mer i Danmark äro jernvapen från Hedna tiden sällsynta; deremot finnas de ej blott här i mängd, utan äfven i länderna Öster om Östersjön, dit härifrån ofta härfärder skedde, likaledes i de länder dit vikingatågen, och der anses de också härleda sig från Nordens vikingar. — Dessutom förekomma de inåt Norrige och der kanske ännu mer talrika — och det var också dit, som Ynglinga ättens sista afkomlingar drogo sig undan och bosatte sig. Allt detta talar för en sådan kolonisation i Mälardalen, som den STURLESON beskriver — och att denna kolonisation skett i en tid, då den invandrade stammen hade jern. Att de krigiska Erulerna i 6:te seklet hade jernvapen, är icke heller minsta tvifvel underkastadt. Denna Heruliska eller Asafolkstam tyckes skilja sig äfven i hufvudskålens form något från de förut nämnda. Genom Prof. RETZIUS har jag erhållit *ett* afgang i gips af *ett* Cranium ur en hög i Upsalatrakten, och genom Riksantikvarie HILDEBRAND har jag erhållit *ett* annat från Håbo — begge, synas mig, förete någon egenhet från de andra stammarnas, de äro mer ovala än ovata, d. v. s. bredast öfver midten. Det vore intressant att undersöka något, som man med säkerhet visste vara af denna märkvärdiga folkstam, hvilken så hufvudsakligt inverkat på landets hela Historia. Huruvida denna stam, som här införde Odinska läran, äfven införde bokstafsspråket, läser aldrig kunna rätt utredas. Funnos runor då, så höllos de väl länge som en hemlighet hos Odins presterna; ty spår till runor *här i Sverige* träffas ej förr än flera sekler derefter. Också synes mig den egentliga bildningen här i Norden, icke vara af så hög ålder som man ofta har antagit. I Wolu-spå (Walas sång), som allmänt anses för en af de äldsta Edda-sångerna, förekomma påtagligt christna begrepp och äfven christna benämningar. Om jag ej misstager mig, förekommer först i Eigils Saga underrättelse om Runor här i Skandinavien,

nemligen att de Norrmän, som i 9:de seklet flyktade till Island, förde med sig konsten att skrifva runor. Med skrifkonsten uppträder *Historien* och förer ordet, och dermed slutas de Naturhistoriska undersökningarna.

Jag har genom dessa mina ringa föredrag åsyftat att vindicera åt Naturforskningen de folkstammars utvecklingshistoria i Sverige, hvilka lefvat under tider, som ligga framom den egentliga, på skrifna urkunder grundade *Historien*; men tidens inskränkthet och min bristande förmåga ha vållat, att jag icke så som jag önskat, kunnat utveckla detta ämne. Innerligt glad om jag, genom mitt ringa försök, kunde förmå andra att beträda samma väg, der rika skördar ännu länge skola finnas för forskningen.

Innan jag slutar, återstår för mig ett åliggande, som för mig sjelf innebär den käraste angelägenhet, att med några ord få tolka den varma tacksamhet och vördnad, hvaraf jag känner mig i mitt innersta genomträngd.

Först för Deras Majestäter: Hans Maj:t Konungen, som med så huldrik ynnest beskyddar allt sträfvande för menniskoandens utveckling i samhällslif, vetenskap och konst, som, under en lång följd af år, äfven skänkt sitt höga hägn åt den vetenskap, hvars utveckling vid ett af Rikets Lärosäten, nådigst blifvit åt min ledning anförtrodd, som nu förunnat mig att inför Hans Maj:t, Dess höga familj och denna lysande församling vara samma vetenskaps ringa tolk. Äfven för Deras Majestäter Drottningen och Enkedrottningen samt Deras Kgl:a Högheter, som med sin höga närvaro täckts skänka glans åt dessa sammankomster och hägn äfven åt dessa ringa föredrag — utbeder jag mig den Nåden att få nedlägga mina underdånigaste tacksägelser. Dernäst hembär jag min vördnadsfulla tacksamhet för detta talrika och upplysta Sällskap, som med sin närvaro i så oändligt hög grad velat hedra och hugna mig långt utöfver hvad jag ens vågade önska eller hoppas. Vore jag tillgänglig för sådana känslor, skulle jag känna mig stolt öfver att i så rikt antal, som åhörare få räkna hvad Fäderneslandet eger mest bildadt och upphöjdt. Men hos mig har denna lycka framkallat helt andra känslor än stolthetens: den har i högre grad än någonsin framkallat känslan af förödmjukelse öfver egen ringhet, då jag jemför *Edra* billiga anspråk med mina svaga krafter. Dock jag har ju rätt fattat Eder mening: Ämnet var *Svenskt*, det var *fosterländskt*. I villen med Eder talrika närvaro skänka uppmuntran äfven åt ett svagt *försök* att deröfver sprida något ljus — och derföre tackar jag Eder hjertligt och vördnadsfullt. De stunder mig förunnats att här framträda skola hos mig alltid fortlefva i ett kärt och tacksamt minne ⁷⁹.

Anmärkningar.

Första föreläsningen.

Alla föreläsningarna äro nedskrivna på papper i rätt stort kvartformat, till den första vitt, till de senare blått. Den första är defekt. I behåll finnes fyra ark, paginerade 1—4, 11—21, samt ett löst blad med sidnumret 5, innehållande ett tillägg till sid. 4, upptagande i trycket på sid. 3 ett 20-tal rader strax innan textluckan: "Än mer: följa vi landet . . . rörelser märkas naturligtvis icke". Andra sidan är blank, men har antagligen betraktats som sid. 6, då luckan skulle utgöra ett ark, eller sid. 7—10. Arken ha ursprungligen varit hophäftade och möjligen lossats från varandra, då S. NILSSON vid sina föreläsningar 1852 behövde citera dem. Slutet, fr. o. m. sid. 9: "Innan vi lemna fjälltrakterna . . ." t. o. m. sid. 11, är av annan hand, dock med rättelser av S. NILSSON.

Dessutom finnes på två mindre kvartark utkast till första och andra föreläsningen och till en "Repetition af 1:sta och 2:dra Lect." Papperets beskaffenhet och siffran 169 i ena hörnet utvisar, att det ursprungligen hört till det häfte, vari S. NILSSON nedskrivit sina anteckningar till föreläsningarna i geologi vårterminen 1847 (i det följande citerade "Geol. förel. 1847"). Endast en sida i detta utkast gäller första föreläsningen, och den omfattar endast inledningen, ungefär vad som i trycket står på sid. 1. Aftonbladets referent har klart angivit syftet med den del av S. NILSSONS framställning, som börjat i det förlorade manuskriptarket, på följande sätt: "Verkan af de härvid uppkommande förändringarne i luftstreck, växtlif och djurlif sökte Hr NILSSON göra begriplig genom skildringen af en resa från södra kusten af Skåne, Skandinavians vestra kust uppåt, inåt Christianiafjorden, samt långsät en deri utflytande elf, upp till dennas källa på ett fjell, under en glacier i den eviga snöns grannskap. Med ett urval, som blott Hr NILSSONS förtrolighet med naturen gjorde möjligt, antyde han steg för steg just så många under denna färd mötande naturföreteelser inom djurverlden och växtverlden, bland slätter, berg, vatten och is, som erfordrades för att låta åhöraren göra samma färd i tanken, och skåda åtminstone grunddragen af hvad talaren sjelf såg i sina vandringsminnen."

Då det bevarade slutet är så gott som ordagrant hämtat ur Geol. förel. 1847, kan lämpligen början också kompletteras ur dessa:

"Redan af denna korta öfverblick öfver snötäckta fjäll, stela bergssidor, utplattade bergpallar, frodiga dalar, bördiga slätter, sandiga stränder — af denna mångfaldigt omvexlande natur kunna Herrarna redan sluta till mångfaldigheten af vår fauna och flora. Men att i denna mångfald dock finnes en bestämd ordning i fördelningen af naturalstren.

Företaga vi i juni månad en resa från Skånes slätter till Norges fjällar, träffa vi därunder väl icke endast men hufvudsakligen: På Skånes fält se vi kornsparfven från hvarje milsten eller hvarje pil helsa oss med sitt glada qvitter. På Skanörs sandfält springer Char[adrius] cantianus. Näktergalen slår i den lummiga lunden; Vakteln höres ur de lika sädesfälten och ängsnärpan knarrar ur gräset. Storken står i sitt höga bo på kroppåsen af ett hus eller på stubben af en aflåst boktopp eller ock spatserar han gravitetiskt i ett kärr och fuktar de högt skrikande gräsrodorna. Mullvaden uppvältar sina jordkullar och Hasselmusen sofver om dagen i sitt runda bo. Hyla viridis hoppar bland hasselns blad och Rana esculenta skriker i kärren.

Mot norden ändrar sig småningom mer och mer landets utseende och andra natur-

föremål möta oss. Sedan vi passerat Hallandsås höra vi ej mera Näktergalens slag; och ofvan Wahrberg (Kungsbacka) qvittrar ej mera kornlärkan mot oss. Hasselgrodan har redan tystnat. Storken försvinner ungefär vid samma bredd som kornlärkan; I Hallands barrskogar möta vi: *Parus cristatus*, *Picus Martius* — vid Götheborg *Cyprinus Jeses*.

Vi träda in i öfra Bohuslän och vi se oss på alla sidor omgifna af en stor uttorkad (eller rättare ur hafvet lyftad) skärgård. Mellan kala gråbergsmassor, som förr omgärdade fjordarna se vi dock bördiga slätter omgifna vid bergens sidor af en skönt grönskande löfskog. Både landets latitude och traktens beskaffenhet är orsaken att vi redan här sakna åtskilliga af de djur och foglar, som voro allmänna i Skåne. Men närma vi oss den nu varande skärgården möter oss en och annan fogel som ej sägs utanför Skånes stränder t. e. *Sterna Caspica*, *Lestris parasitica* m. fl. Men det är hufvudsakligen bland hafsälstern vi här träffa talrika arter, som ej gå in i Sundet och således aldrig ses utanför södra Skånes stränder. Jag skall uppräknas dessa längre fram. I Norra delen af Bohuslän går vår väg öfver en högre och brantare bergstrakt än dem vi hittills öfverfarit. Hvad som här i synnerhet fäster vår uppmärksamhet äro de kring bergens sidor, stundom ända till toppen liggande skalbäddarna bestående af hafsälster, hvilka nu befinnas på en höjd öfver hafvet af flera hundra fot, och dit de omöjligt ha kunnat komma utan att hafsytan sänkt sig eller jordvallen höjt sig.

Sedan vi öfver Svinesund inkommit i Norrige, skynda vi oss öfver Christiania till Krokkleven, en fjällklyfta af några hundra fots höjd och derifrån vi ha den herrligaste utsigt öfver Ringerike, som på en gång ligger utbredt under våra fötter med sina insjöar omgifna af lummiga stränder, skogbeväxta öar och sköna slättfält. Och längre bort i ett blånande fjärran se vi redan väldiga snöfjäll bekransa horisonten. Vi taga vägen upp åt en utbredd daltrakt och ro uppåt ett lugnt vatten som är utvidgadt till insjö; kallas här allmänt fjord eller storelf. Sköna stränder; i vackert väder är en rodd på ett sådant vatten en af de vackraste resor man kan föreställa sig. Vid dess öfre sida kastar sig deri en bred ström, hvars stränder vi följa uppåt dalen. Strömen är i midten af elfven strid, men vid sidorna är bakström och deri ros vår smala och långa strömbåt med största lätthet uppför elfven. Efter längre eller kortare väg framkomma vi till ett ställe der en fors gör vidare rodd omöjligt. Vi vandra till fots eller på hästrygg vid elfvens stränder. Ju längre vi framgå dess mer drager dalen sig samman och desto tätare och djupare bli de brusande fall i hvilka elfven nedstörtar från klippa till klippa.

Under denna vandring hinna vi *Granens* gräns. Längre upp går ej *Elgen*. *Gräflingen* träffas ej heller längre upp. *Tjäderu*, *Hjerpen* och *Nötskrikan* ha här sin gräns i skogen. *Uttern* omtalas ej vidare vid sjöarne; och *Aborren* går ej i högre liggande vatten.

NB! hur långt äro vi här under snölinien?

Vi fortsätta vår vandring längs elfven. Vid ena sidan hänga bergen med lösa klippstycken högt i luften öfver våra hufvuden; vid andra sidan framvälta sig i täta störtfall den fradgande strömmen djupt under oss.“

— Skildringen bygger på S. NILSSONS anteckningar från hans resa i Norge 1826.

1. Flolägrige = skiktade; Flolägrige berg = sedimentbergarter. *K. A. G.*

2. Resonnemanget om sambandet mellan de "åsar", som i Norrland parallellt med varandra löpa i nordväst-sydostlig riktning vinkelrätt mot fjällkedjan, och "granitåsarne" i Skåne kan tydligen återföras till FORCHHAMMERS Hævninglinjer, se "Danmarks geognostiske Forhold, forsaavidt som de ere afhængige af Dannelser, der ere sluttede". Sid. 18. Univ. Program Kjöbenhavn 1835. *K. A. G.*

3. Talet om fjällryggen och dess sydost-nordvästliga riktning som bestämmande för hela landets riktning kan likaledes härledas från FORCHHAMMER och även från den tidens största auktoritet i frågorna om jordens och bergens byggnad, ELIE DE BEAUMONT (1798—1874). *K. A. G.*

4. Gondwanakontinenten. *K. A. G.*

5. Näktergalen förekommer även norr om Skåne såsom i mellersta Halland, på Gottland och Öland samt i Väster- och Östergötland. *H. W.*

6. Dalripan häckar icke veterligen i videregionen (Sv. EKMAN: Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halvön sid. 170). *H. W.*

7. Meteorernas inverkan = de meteorologiska faktorernas inflytande = sol, frost, vind, regn och snö (atmosfärierna). *K. A. G.*

8. Denna regionindelning överensstämmer fullständigt med WAHLENBERGS. I inledningen till 2:dra upplagan (1847) av sin däggdjursfauna (sid. V) uppställer S. NILSSON en i vissa hänseenden från WAHLENBERGS avvikande regionindelning: 1) snöregionen, 2) vide- och björkregionen, 3) barrskogsregionen, 4) ekens region, 5) bokens region och 6) svarta mullbärsträdets region. Beträffande denna senare anmärker S. NILSSON, att han med den avser endast de trakter, där mullbärsträdet mognar sina frukter (Skåne, Bornholm). Vidkommande regionindelningen synes anmärkningsvärt, att S. NILSSON sammanslår tallens och granens region till en barrträdsregion, något, som man ju senare också funnit vara riktigt. *H. W.*

9. I anslutning till den mening som slutar med "snöfjäll förekomma" har S. NILSSON i marginalen skrivit, men sedan strukit en anmärkning:

"För detta ändamål begagnar jag DESORS och AGASSIZ's iakttagelser på glacierna i Schweiz, hvilka helt och hållet instämma med de iakttagelser jag haft tillfälle att anställa på glaciern i Fondalen i N. Norrige. Isynnerhet finnes en god beskrifning öfver Schweiz glacierner i AGASSIZ Geologische Alpenreisen."

10. Bröstmoräner = ändmoräner. *K. A. G.*

11. Här ställer NILSSON sig avvisande gentemot den av AGASSIZ framställda åsikten, "att under en viss tid *hela* Europa var öfverdragen af ett istäcke". För NILSSON, som i landhöjning ser orsaken till nedisningarne, bli dessa relativt lokala fenomen, i enlighet med de iakttagelser om landhöjningar och sänkningar, för vilka han redogör i andra och tredje föreläsningarne. Se mera härom i not 53. *K. A. G.*

Andra föreläsningen.

Det förut nämnda utkastet till andra föreläsningen upptar fem sidor av de båda kvartarken. Dateringen är felaktig: "Den 12:te Maj 1847" och tyder väl på att anteckningarna äro gjorda redan i Lund, innan de slutgiltiga dispositionerna voro klara. Huvudsakligen beröres häri jordytans svankningar utanför Skandinavien (uppgifterna återfinnas delvis i inledningen till tredje föreläsningen) och som källa citeras ett av LEON. HORNER i Geological society i London hållet föredrag, infört i Frorieps Notizen 1847 n:r 14 (februari) p. 210.

Av annan hand är sid. 24—27: "Af djurqvarlevor fann jag . . . mossen är färdig."

12. En modern och utförlig framställning av denna fråga samt dess historiska utveckling finnes hos: A. G. HÖGBOM, Nivåförändringarne i Norden, ett kapitel ur den svenska naturforskningens historia, Göteborgs Vet.- o. Vitterhets-Samhälles Handl., fjärde följd, XXI, 3. Göteborg 1921. *K. A. G.*

13. Ett Riksstånd = prästeståndet. Se HÖGBOM l. c. s. 51—54. *K. A. G.*

14. S. NILSSON har ursprungligen direkt utpekat prästeståndet såsom upphov till ifrågavarande betänkande och säger bl. a.: "Det lärer ha varit Biskop RYZELIUS, som uppsatt det märkvärdiga protokollet". Efter åtskilliga ändringar, som synas ämnade att i någon mån minska skärpan i omdömet härom, har den slutliga formuleringen nedskrivits på en särskild lapp, som nu är klistrad över och delvis omöjliggör läsningen av den ursprungliga texten.

Även omdömet om BROVALLII avhandling (nederst på samma sida) hade från början en skarpare avfattning: ". . . mycken beläsenhet men också en god del advocatur, för att på hvad sätt som helst bortblanda hufvudfrågan".

15. Andra delen av DALINS "Swea Rikes Historia" utkom 1750 (ej 1747); om DALINS svar se HÖGBOM l. c. s. 61—65. *K. A. G.*

16. När här uppgives Askö i Östgötaskären, föreligger tydligtvis ett skrivfel. Stora och Lilla Askön finnas visserligen i Norra Tjusts härad i Småland, men uppen-

barligen är det *Arkö* som åsyftas. Se L. HOLMSTRÖM, Strandlinjens förskjutning å Sveriges kuster, K. V. A. H. 1888, s. 51. *K. A. G.*

17. Siffran för höjningen på Koön vid Marstrand är osäker; i marginalen har S. NILSSON antecknat: "1 fot?"

18. Delar av det ena här omtalade skelettet jämte ett ofullständigt och ihopasatt kranium från Stångenäs finnas bland de från zoologiska museet i Lund å anatomiska museet därstädes deponerade kranier och skelettdelar och är det förmodligen detta kranium, som bär nr 8 å den här senare meddelade förteckningen på de kranier, som S. NILSSON demonstrerade på sina föreläsningar i Stockholm.

Kraniet från Stångenäs har kommit att spela en viss roll i antropologiens historia, då det av QUATREFAGES och HAMY hänfördes till den s. k. första fossila människorasen av Canstatttrasen och av feminin typ. GUSTAF RETZIUS ansåg, att mot denna, liksom mot andra av Q. och H. hitförda kranier kunde anmärkningar göras. SCHWALBES kritiska arbeten reducerade "Canstatttrasens" kranier till deras rätta ställning d. v. s. ej tillhörande en homo primigenius utan en klar homo sapiens. — SCHWALBES arbeten på detta område föranledde LÄNNART RIBBING att med dåvarande professors i zoologi medgivande föra Stångenässkelettresterna till Strassburg för att där undersökas. En ingående undersökning verkställdes också av SCHWALBES assistent J. FRÉDÉRIC och publicerades i Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie Band XI. Heft. 2. under titel: "Das Schädelfragment von Stångenäs (sic) in Schweden". Huvudresultatet av undersökningen, var att kraniet genom sina mått och andra karaktärer visade sig vara att hänföra till homo sapiens; något som väl vid denna tidpunkt var för en och var ganska klart, då, såsom nämnts, genom SCHWALBES föregående undersökningar QUATREFAGES och HAMYS Canstatttras förlorat sin allmänna hållbarhet.

Stångenäskraniet skall emellertid alltjämt intaga en bemärkt och intressant ställning, särskilt bland våra svenska kranier, ej blott i antropologiskthistoriskt hänseende utan även genom sin form och genom fyndplatsen och de fyndförhållanden, under vilka skeletten påträffades. *C. M. F.*

19. Det "phoeniciska" kraniet "ur en katakomb på en ö i Medelhafvet" är det senare å sid. 61 omtalade kraniet från Malta och i S. NILSSONS "förteckning" bärande nr 7. *C. M. F.*

20. Den högsta sen-glaciala skalgrusbänk, som blivit uppmätt i Sverige, ligger 156 m. ö. h. (525 fot) och är belägen V om sjön Lelangen nära gränsen mellan Dalsland och Värmland, och den högsta marina gränsen i trakten går upp till 171 m. ö. h. (576 fot); begge uppgifter äro hämtade från kartbladet "Strömstad", Sveriges Geologiska Undersökning, Ser. Ac. N:o 1, Sthlm 1902. *K. A. G.*

21. Som största höjd för post-glaciala skalgrusbänkar i östra kustlandet angiver AXEL ERDMANN i "Sveriges kvartära bildningar", Sthlm 1868, s. 214, 140 fot = 41,6 m. I norra Hälsingland går post-glacialt strandgrus upp till c:a 60 m. ö. h. (202 fot) enligt B. E. HALDEN, S. G. U. Ser. C. N:o 280. Sthlm 1917, sid. 193—195. *K. A. G.*

22. Den först av S. NILSSON framställda och sedan av LYELL antagna meningen, att Skåne var stadd i en sänkning, har visats vara felaktig (E. ERDMANN, A. G. NATHORST och FORCHHAMMER). De submarina torvmossor m. m. som S. NILSSON anförde som bevis för sin uppfattning härröra från Litorinasänkningen. *H. W.*

23. Här tyckes föreläsaren ej göra någon skillnad i ålder mellan Västkustens sen-glaciala och Östersjöområdet post-glaciala skalgrusbänkar. Se nedan not 51 och 52. *K. A. G.*

24. Manuskriptet har "äfventyrliga färd till Turkiet".

25. Som man vet, lämnar Stafsten icke längre något bevis för en sänkning av Skånes kust. LINNÉ uppgiver i sin Skånska resa, sid. 216, avståndet mellan Stafsten och "en gråstenshäll, som är till färgen nog hvit", liggande i själva strandbrädden, genom tryckfel till 357 ³/₄ alnar i stället för 157 ³/₄. 1845 uppmättes samma avstånd av Bergshauptman J. AF FORSELLES till 157 ³/₄ alnar. De mätningar av avståndet till stranden, som blivit gjorda, äro:

| | | |
|----------------------|------------|--------------------|
| LINNÉ | 1749 | 315,5 fot; 93,7 m. |
| NILSSON | 1836 | 334,0 " 99,2 " |
| AF FORSELLES | 1845 | 315,5 " 93,7 " |
| NILSSON | 1847 | 320,0 " 95,0 " |
| AXEL ERDMANN | 1864 | 328,5 " 97,5 " |
| A. G. NATHORST | 1871 | 335,0 " 99,5 " |

Dessa siffror visa icke större inbördes skiljaktighet, än vad man med lätthet kan förklara av vattenståndets variation på en så långsluttande strand. — Uppgifterna enligt EDV. ERDMANN i Geol. Fören. Förhandl Bd I, sid. 103, 1872 samt HOLMSTRÖM l. c. s. 41. *K. A. G.*

26. Kartskissen från Falsterbo, på ett inklistrat papper av annan sort än föreläsningarna, är möjligen senare än dessa. Stilen därpå är icke S. NILSSONS. Till vänster nertill läses: "Från *Stafsten* till strandbröstet 160 al. — den 3 Oct. 1847" och till höger: "Meddeladt af H:r Candidat Wetterqvist". I Geolog. förel. 1847 (s. 57) finnes en marginalanteckning med blyerts: "1847 i April mättes åter på min anmodan afståndet af Prosten BRUZEL[IUS], som fann det vara 160 alnar. Sål. hade det på 10 ¹/₂ år minskats med 7 aln. = 14 fot".

27. Några rader i det följande äro senare ändringar och tillsatser i marginalen. Så ha satserna "Sedan jag kommit hit . . . upprättad år 1813" ersatt en struken mening: "på Topografiska Corpsens Charta, som är affattad med matematisk noggrannhet, och således fullt tillförlitlig, är afståndet mellan fyren och närmsta strand åt wester 246 alnar. Mätningen har blifvit gjord år 1813."

Häri kan man kanske se ett bevis för, att åtminstone de två första föreläsningarna äro nedskrivna redan i Lund.

28. Siffrorna, uppenbart felaktiga, måste rättas till: de förra 28 åren fr. 1813 till 1841.

29. Förändringarne av kusten vid Falsterbo fyr äro betingade därav, att havet sköljer bort delar av stranden. — NILSSON lämnar i sina föreläsningar själv på samma sida ett exempel på tillandning i denna samma trakt, nämligen vid Fogelviken strax öster om Stafsten. *K. A. G.*

30. Jären, Järabacken, Järavallen = högsta Litorinastrandvallen. *K. A. G.*

31. Den "cimbriska floden" omtalas av FLORUS, en författare från 2:dra århundradet efter Kristus, som dock ej har något synnerligt anseende för tillförlitlighet. Hans omnämnande har följande lydelse: "Cimbri Theutoni, atque Tigurini, ab extremis Galliae profugi, cum terras eorum inundasset Oceanus, novas sedes toto orbe quaerebant". Citatet ovan härskriver sig från K. VON HOFF, som i sin berömda bok "Geschichte der durch Überlieferung nachgewiesenen natürlichen Veränderungen der Erdoberfläche", del I, sidan 313—315, Gotha 1822, behandlar sägnen om den cimbriska floden och uttalar sitt tvivel om, att den överhuvud kan tidfästas.

SVEN NILSSON citerar icke, så vitt mig bekant, någon naturvetenskaplig auktor för den cimbriska floden, och i senare litteratur (t. ex. SUESS, *Antlitz der Erde*) anföres ofta NILSSON som huvudauktor för densamma.

Nordsjöns östra kust har under historisk tid varit utsatt för betydande och talrika översvämningar, i synnerhet de nordfrisiska öarne, och härifrån berättas hävderna om mycket förödande stormfloder med tusentals offer av människor och boskap. Denna omständighet gör det naturligtvis än svårare att utröna, när den av FLORUS omtalade "cimbriska floden" inträffade. *K. A. G.*

32. Dessa fynds ålder är icke närmare bekant. Sannolikt torde de flesta härröra från Litorinahavet, en del möjligen från den senglaciala tiden. *H. W.*

33. Som bevis på att landet utanför Landskrona förr (under Ancylustiden) legat avsevärt högre än nu, kan anföras den talrika förekomsten av trädstubbar samt en ränna, som går i Landskrona hamn mellan staden och Gråen och är en fortsättning av Heljarpsån. *K. A. G.*

34. I mellersta delen av Öresund ha i de senare åren flera submarina torvmossar

blivit undersökta: 1) Köpenhamns frihamn på ett djup av mellan 3,73 och 5,30+ m; 2) utanför Tre kronor mellan 8,8 och 9,4+ m; 3) i Kongedybet mellan 12,0 och 13,8+ m samt 4) på Saltholmsflaket på c:a 5—6 m djup. KNUD JESSEN, Danm. Geol. Unders. II Række N:o 34. Kbhvn 1920. *K. A. G.*

35. Den här framställda uppkomsten av en torvmosse ursprungligen från rinnande vatten, från en flod, stämmer icke helt överens med det numera allmänt avtagna bildnings-sättet. Torvmossarne anses nämligen uppkomma genom igenväxning av sjöar eller andra stillastående vatten. Särskilt anmärkningsvärd är den stora betydelse, som NILSSON här tillskriver alloktont material. *K. A. G.*

36. Baskulrörelsen av fr. bascule = gungbräde. *K. A. G.*

37. I ett föredrag, som S. NILSSON den 19 april 1822 höll i Fysiogr. sällskapet i Lund, uttalade han den meningen, att Östersjön fordom varit en insjö, vars yta låg mycket högre än havet och att "Skåne fordom stått i oafbrutet sammanhang med Europas stora continent". Detta sökte han stödja därmed, att han på kusten av Östersjön funnit strandvallar på betydlig höjd över Östersjöns nuvarande yta. "Östersjön kunde ej hafva en så hög nivå utan att vara en insjö". Såsom stöd för en landförbindelse mellan Skåne och Tyskland anförde S. NILSSON förekomsten av torvmossar under strandvallarna på kusten nära Sundet. Emellertid framställde han redan vid ovannämnda tillfälle den meningen att en dylik landförbindelse även vore betingad av zoologiska skäl. "Flera djurarter, som dels fordom lefvat dels ännu lefva i Tyskland hafva äfven fordom lefvat i Skåne, men aldrig i de nordligare provinserna, hvarföre de ej genom Finland kring Botniska viken kunnat komma hit." *H. W.*

38. Beträffande de av S. NILSSON här uppräknade arterna torde böra anmärkas, att vildhäst sannolikt icke förekommit i Skandinavien. De i torvmossarna funna tänderna, som S. NILSSON omnämner i sin däggdjursfauna, 2:a upplagan (sid. 469), härröra otvivelaktigt liksom andra skelettdelar, som anträffats i torvmossar, icke från vild- utan från tamhäst.

Uppgiften om förekomsten av grottbjörn inom Skandinavien är likaledes beroende på en förväxling med vanlig landbjörn och isbjörn. (Se N. O. HOLST: Några subfossila björnfynd. S. G. U. Ser. C. Nr 189, Sthlm. 1902.) *H. W.*

39. Se härom sid. 30—31 och där återgivna diagram. *K. A. G.*

Tredje föreläsningen.

Manuskriptet till tredje föreläsningen är på det hela jämnt och redigt skrivet. Särskilt anmärkningsvärt är blott, att beskrivningen till planscherna med LYELLS imaginära jordgloben (sid. 40: "Föreställa vi oss till en början..." t. o. m. sid. 42 "... de mest äfventyrliga hypoteser") är ett tillägg på tre sidor efter den övriga föreläsningen, ersättande ett struket stycke av följande lydelse:

"Om vi nu tänka oss, att fördelningen mellan land och haf en gång i forntiden varit ungefär sådan som på den sednare taflan, och en ö läge där, hvarest nu är Bornholm och sydSkåne; så skulle derpå verklighen ha kunnat växa tropiska växtformer, sådana som dem vi träffa vid Hör. Och det är också i detta hänseendet märkvärdigt att de fossila tropiska växter som ligga i sandstenen vid Hör, verklighen antyda en insularfauna[!] d. v. s. att dylika växtformer som ännu lefva finnas blott på hafskuster och öar."

I marginalen står: "*Pl. 1. Högsta köld*". Över tillägget är skrivet: "*Pl. 1 Allt Land vid polerna*" och ovanför det stycke, som börjar nere på sid. 31 "Om vi nu föreställa oss en och annan...", står: "*Pl. 2*". De planscher, som åsyftas, återfinnas i LYELLS Principles of geology t. ex. 7 uppl. (1847) vid sid. 111.

Sista stycket i föreläsningen "Redan då marken var kal..." är av annan hand.

40. Föreläsaren deklarerar sid. 28—29 sin livliga anslutning till LYELLS aktualism-teori, vilken då som bäst gjorde sitt segertåg genom världen, och förklarar den vara "en sund och sansad geologi". Som de viktigaste geologiska krafterna sätter han långsamt försiggående höjningar och sänkningar av jordskorpan. *K. A. G.*

41. Nyare tiders forskningar ha till fullo ådagalagt, att stenkolsflötserna i Skåne avlagrats helt autoktont, d. v. s. närmast som en torvmosse. På detta ställe — för dessa från äldre jordperioder härrörande kolbildningar — uttalar sig emellertid NILSSON ännu bestämdare och tydligare än ovan (sid. 26—27, se not 35) om det inflytande på och den andel i torvmossarnes bildning, som han tillskriver det *rimmande rattnet, floderna*. *K. A. G.*

42. De kursiverade orden inom klammer (på två ställen) stå i manuskriptet som marginalrubriker.

43. Diagrammet är tecknat på en inklistrad lapp; därå finnes en anteckning av följande lydelse: "1) stenkolslager — bottenlera — träd — ormbunkar — vattenväxter — vatteninsekt — fiskar — krokodil — 2) Hör: på en höjd: Cycadéer — hafssnäcker?"

Även den i inledningen nämnda P. M. (Oxfordföreläsningen) har samma diagram, dock med ett par anmärkningsvärda avvikelser i detaljer. Vid höjningen för Röstånga (under jura) står "ford. 6—700 f. nu 350 f." och under Diluvial står: "Diluv. Mamuth. Postpliocen".

På en lös lapp finnes ännu ett, än mera summariskt diagram över ifrågakvarande nivåförändringar.

44. I detta diagram åskadliggör NILSSON och i texten omtalar han de under de olika geologiska perioderna avlagrade bildningarne och jämför dem med avseende på deras läge i förhållande till den nuvarande havsytan. För en jämförelse, som verkligen ger ett resultat med avseende på de rörelser, som jordskorpan här undergått, fordras emellertid helt andra data, och icke ens nu finnas fullständiga premisser för någorlunda exakta beräkningar därav. *K. A. G.*

45. Här kan man genom NILSSONS framställning läsa en bestämd uppfattning av såväl den transgression, som i Skåne inbröt under den sista epoken av kritaepoken, *senon*, som av den betydelse, de terrigena beståndsdelarne ha för utbildningen av kritaens bergarter i de olika delarne av Skåne. *K. A. G.*

46. Efter "Denna ligger" struket: dels i trakten af Ifö vid Beckaskog och långt in i landet till Balsberg och Ignaberga.

47. Den bärnsten, som funnits vid Skanör, likaväl som på andra ställen i Skåne, förekommer icke på primärt lagerställe, utan har under kvartärperioden förts till sina nuvarande fyndorter, för olika ställen möjligen på olika vägar och under olika epoker av kvartärperioden. *K. A. G.*

48. De tertiära block, innehållande marina mollusker i mängd, som finnas på många ställen inom den syd- och västskanska slätten, torde från någon klyftort på den nuvarande Östersjöns botten, troligen strax utanför Ystad, av den yngre baltiska isströmmen blivit förda till deras nuvarande fyndorter. *K. A. G.*

49. Denna skildring av landets utseende efter isens nedsmältning torde allt fortfarande få anses vara riktig. *H. W.*

50. "S:t Hans Haugen" ändrat från "om jag ej missminner mig Söndagsbjergtet".

51. Se not 23. Nu anföres LOVENS iakttagelser (i Öfvers. af Vet. Ak. Förh. 1846), att de högst belägna skalgrusbankarne ha den nordligaste faunan. *K. A. G.*

52. Se sid. 20. Denna landrygg ligger ovan den senoglaciala marina gränsen. *K. A. G.*

53. Redan i första föreläsningen, sid. 8—11, behandlar NILSSON glaciärerna och nedisningen. Här uppehåller han sig dock mest vid dalglaciärerna och AGASSIZ' framställning av glaciärernas tidigare större utbredning i bergstrakterna. Härvid citerar han även DE SAUSSURE, DE LUX, VENETZ, CHARPENTIER och DESOR.

I sin tredje föreläsning behandlar han, sid. 37—40, nordens kvartära nedisning och den dåtida utbredningen av glaciärerna (sid. 39, "Det är väl temligen klart, att den gränsen är för blocken, den är gränsen för den härjning, som öfvergått landet") samt framhåller tydligt och klart den forna nedisningen som orsaken till uppkomsten av våra lösa jordlager. Samma år uttalar han sig härom på samma sätt, ehuru mera kortfattat, i inledningen till andra upplagan av Faunan, sid. XIII—XV.

Sidan 38 av föreläsningarne berör han SEFSTRÖMS förklaring av de erratiska blocken, räfflorne på berghällarne m. m., såsom bildade av en stor "rullstensflod eller petri-

delamisk flod“, vilken han alldeles icke berört i sin första föreläsning. Under livligt erkännande av SEFSTRÖMS exakta observationer, samt framhållande, att det är „blott för min del“, samt att det för det här föreliggande ämnet vore likgiltigt, vilket förklaringsätt man antog, uttalar NILSSON sig klart och bestämt för en forntida nedisning, genom vilken de lösa jordlagren i vårt land bildats, och detta i väsentlig grad erhållit sina ytformer.

Särskilt bör man lägga märke till, att NILSSON icke gör den ringaste antydning om ett ishav med kringflytande isberg, i anslutning till den i början av 1840-talet av LYELL m. fl. framställda *driftteorien*, vilken ju var så seglivad, att den för nordtyska slätten först definitivt avlivades år 1875, då TORELL på kalkhällen vid Rüdersdorf nära Berlin påvisade räfflor. (Se A. G. HÖGBOM, *Geologiens utveckling under det 19:de århund.* Sthlm 1921, sid. 45—47).

Att NILSSON genom dessa uttalanden, såväl i föreläsningarna som i inledningen till Faunan, framställt åsikter, som voro långt före den allmänna meningen inom vetenskapen på den tiden, är klart nog, men svårt är det att förstå, huru de kunnat förbli så fullständigt opåaktade. De ha blivit återgivna på tryck, visserligen i ett zoologiskt arbete, men detta har alltid från geologisk sida blivit rådfrågat i spörsmål, där dessa vetenskaper mötas. Muntligen ha de blivit framställda för ett stort auditorium, vari märktes icke få av de män, som på den tiden representerade den mest framstående sakkunskapen på naturvetenskapernas område.

Hur litet kända NILSSONS här omtalade arbeten varit, kan man bäst se däraf, att A. G. HÖGBOM i sitt förut anförda arbete „Nivåförändringarna i Norden“ på följande sätt omtalar glacialteoriens genombrott i Sverige: „Mot 1850-talets slut framträdde ungefär samtidigt i vårt land trenne forskare H. v. POST, AX. ERDMANN och O. TORELL, som från olika utgångspunkter kommo till det resultat, att Nordens block- och grusmarker samt hållarnes refflor och rundslipade stötsidor voro vittnen om en forntida nedisning“. Det har icke varit mig möjligt att hos någon av dessa författare i de arbeten, som åsyftas, finna någon hänvisning till NILSSONS uttalanden, och SVEN LOVEN anför i „Om några i Vettern och Venern funna Crustacéer“, där istidrelikter i vår fauna för första gången omtalas, NILSSON endast i uppräknningen av de forskare, vilkas arbeten främjat förstelsen av istiden. *K. A. G.*

54. Här låter NILSSON för södra östersjöområdet fastlandsperioden *omedelbart* ansluta sig till landisens avsmältning; vi veta nu, att under Östersjöns *issjö-* och *ishavs-*stadier, vilka närmast följde på avsmältningen, Östersjön i stora delar av det baltiska området, särskilt i sydost, hade större utbredning än nu. I sydväst, i trakten kring Öresund, försiggick under avsmältningen landhöjningen mycket hastigt och så raskt, att landet, som vid Skånes sydkust säkert legat 15—18 m (50—60 fot) lägre än nu, nådde sitt nuvarande läge, redan innan klimatet väsentligt förbättrats från sin arktiska karaktär. I trakten av Trälleborg har man funnit arktiska sötvattensbildningar på nivåer, som svara emot den nuvarande havsytan och till och med ett par meter (6—7 fot) under densamma. *K. A. G.*

55. Se not 37. *H. W.*

56. S. NILSSON är den förste, som upptog till närmare utredning frågan om den skandinaviska landfaunans invandring. Redan 1822 i det förut omtalade föredraget i Fysiogr. sällskapet (not 37) uttalade han den åsikten, att djurvärlden inkommit till Skandinavien dels söder ifrån, från Tyskland, och dels nordost ifrån genom Finland. Beträffande S. NILSSONS betydelse för den Skandinaviska djurgeografien se H. WALLENGRENS föredrag vid Fysiografiska sällskapets 150-års fest. *H. W.*

57. Genom denna landhöjning låter NILSSON invandringsvägen för faunan (och människan) till Skåne gå rakt åt norr från Tyskland (Se härom vidare not 70). Om också under Ancylusskedet Bornholm varit landfast med Rügen, har dock troligen ett ganska djupt och tämligen brett vatten skilt Bornholm från sydöstra Skåne. Se t. ex. v. HOFSTEN: *Planaria alpina* som glacialrelikt på Bornholm jämte några ord om landfaunans invandring till Bornholm, Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. Bd 71, 1919. *K. A. G.*

58. Det är anmärkningsvärt, att S. NILSSON redan 1822 ställer sig bestämt avvisande mot den under de första årtiondena av 1800-talet mycket utbredda tron på sär-

skilda nyskapelser, vilka tid efter annan skulle hava inträtt. Här framhåller han närmare orsakerna, varför man ej kan antaga en dylik nyskapelse för Skandinavien. *H. W.*

59. På grund av den tidens ringa kännedom om de kvartärgeologiska förhållandena på den Skandinaviska halvön kunde S. NILSSON icke särskilja de olika skeden, under vilka de här uppräknade djurarterna invandrat till vårt land, utan antog, att renen (som inkom redan under senglacial tid) och uroxen m. fl. (som invandrade långt senare, under furu-perioden) skulle *samtidigt* söderifrån hava spritt sig hit.

Beträffande renen framhåller S. NILSSON, att den först söder ifrån, från Tyskland inkomna renstammen ej kunnat sprida sig till norra Skandinavien utan dött ut. Sedermera ägde en ny invandring rum öster ifrån över Finland och från denna östliga stam skulle de in i sena tider kvarlevande vildrenarna leda sitt ursprung. Denna tolkning, som länge ansågs riktig, grundade S. NILSSON på den omständighet, att inga fossila fynd av ren gjorts i mellersta Sverige, under det att talrika dylika anträffats i Skåne. Han antog också, att såsom en följd av landets "basculrörelse" norra delarna av landet strax efter "glacierperiodens" slut, "antingen legat under hafsytan eller utgjorde skär i ett haf, hvars högst uppstående klippor voro isbetäckta" (se sid. 40). I detta förhållande såg han orsaken till att renen vid sin invandring ej kunnat sprida sig upp till norra Skandinavien. Då denna del av landet sedermera blev beboeligt, hade den södra renstammen redan dött ut (2:a upplagan av däggdjursfaunan sid. 504). Under senare tid har man emellertid anträffat fynd av ren även i Småland och Västergötland. Med anledning av dessa fynd och en del andra förhållanden synes det sannolikt, att den sydliga renstammen skulle hava spritt sig även till nordliga delarna av Skandinavien, men under alla förhållanden har även en invandring av ren ägt rum över Finland. (Se SVEN EKMAN l. c., sid. 407—408.) *H. W.*

60. Se not 38.

61. Liksom S. NILSSON är den förste, som påvisat vår högre djurvärlds invandringsvägar, så torde han också vara den förste som sökt vetenskapligt visa, att människan invandrat hit från den "Germaniska kontinenten" tillsammans med den högre landfaunan. *H. W.*

Fjärde föreläsningen.

Inledningen till fjärde föreläsningen (hela sid. 43 och tre rader på sid. 44) är skriven på ett senare tillklistrat blad.

I slutet av manuskriptet till tredje föreläsningen finnes en "P. M. till 4:de Lektionen" på en tredjedels sida, ungefär motsvarande första hälften av sid. 44 i trycket. Dessutom finnes på ett löst blad ett utkast eller en kasserad början till fjärde föreläsningen, ungefär motsvarande sid. 44—46 i trycket; det är skrivet med annan hand, utom de första raderna, som lyda:

"— framvisa.

1) En mammuttand funnen i Skåne, i Diluvium — en annan ännu större eges af en samlare i Skåne. 2) Två à tre Rhinoceros tänder funna likaledes i Diluvium i södra Skåne. — Vår Diluvialbildning synes således vara temligen samtidig med bildandet af de ismassor i norra Sibirien i hvilka samma djurarter som dessa: Elephas primigenius, och Rhinoceros tichorhinus ligga inbäddade. NB *Mammuth* funnen hel och hällen i en ismassa vid *Lenas* utlopp — (Rhinoceros äfven med hull och hår funnen vid Wiljui-floden i Sibirien.) — I slutet af förra seklet — I början af detta Adams — *Jakutsk* — *Lenas* utlopp — ismassor — jakutisk jägare — 30 \bar{w} hår — frisk iris — kött till Jakuternas hundar.

Hurdant var då klimatet här i södra Sverige på den tid här lefde Elefanter och Noshörningar? Var det sådant som i de trakter, der *nu* . . .

En annan promemoria till denna föreläsning med förteckning över kranier och andra demonstrationsföremål citeras nedan i anm. 66.

Av annan hand är citatet på sid. 49: "Jag ser häri spåren . . . förädlade verksamhet."

62. Exempel på trädgränsens nedgång på flera ställen anföras, och fenomenet framställs som allmänt samt räknas som ett bevis för snögränsens sänkning och därigenom

medelbart för landets höjning. — Se A. GAVELIN: Om trädgränsens nedgång i de svenska fjälltrakterna. Skogsvårdsföreningens Tidskrift, 1909, H. 4—5. Fackuppsatser. K. A. G.

63. De uppgifter, som här finnas om fynd av mammut och noshörning (*Rhinoceros tichorhinus* FISCH.), äro synnerligen gåtfulla. I bestämdhet lämna de ej något övrigt att önska och tilläggas bör, att liknande uppgifter återfinnas även på andra ställen i S. NILSSONS manuskript, t. ex. i Geol. förel. 1847 s. 86 och i olika förarbeten till Stockholmsföreläsningarna. I Aftonbladets referat av fjärde föreläsningen omtalas fynd av mammuttänder (se Inledningen s. X) men ej av noshörning.

I andra upplagan av Faunan finnes ej någonting till förklaring, och av den ullhåriga noshörningen är hittills icke något fynd bekant varken från Sverige eller från övriga Skandinavien. Av mammuten förelågo vid denna tid inga säkra fynd från Sverige. Visserligen uppgiver CUVIER i "Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes", 4:de uppl. 1834—36, Bd. 2, sid. 117, en förekomst av elefantben från Falkenberg, men NILSSON anger bestämt "några få tänder av Mammothdjuret". För övrigt har detta fynd från Falkenberg sedan blivit utmönstrat. (Se K. A. GRÖNWALL, Om ett förmodadt mammutfynd vid Falkenberg från 1700-talet, Geol. Fören. Förh. Bd 38, sid. 86—90. Sthlm 1916.)

År 1847 voro inga mammutfynd kända från Sverige, utan det äldsta daterar sig från 1865 eller 1866, då man vid Tittente i västra delen av Svedala s:n fann delar av en mammutbete. Hittills ha i Sverige 4 fynd av mammuttänder gjorts, nämligen 2 i Skåne, ett i Svedala s:n och ett i Bårslövs s:n, SO om Hälsingborg, vidare ett vid Uppsala och ett på Frösön vid Östersund. Inom Fennoskandia äro i övrigt att notera i Finland 4 fynd, 1 revben och 3 kindtänder, och i Norge en kindtand. (Se GUSTAF FRÖDIN, Ett par nyare svenska mammutfund, G. F. F. Bd 38, sid. 66—85, 1916.) I Danmark äro fynden däremot talrikare, inalles c:a 30 och härbland även andra delar än tänder.

Mammutfynden i Skandinavien äro väsentligen gjorda i moränbildningar eller i glacifluviala avlagringar och under sådana förhållanden, att man därav kan draga den slutsatsen, att det var under de (interglaciala) perioder, då isen dragit sig tillbaka till det nordligaste Skandinavien, som mammuten förekom inom Skandinavien landamären, följande den tillbakavikande landisen.

Angående den högre preglaciala eller interglaciala landfaunan i Skandinavien är vår kännedom fortfarande synnerligen bristfällig, otvivelaktigt just på grund av de av Sv. NILSSON å sid. 44 anförda förhållandena. Den av föredraganden framkastade frågan om faunan "före rullstensperioden" visar emellertid, med vilken skarp blick han såg på de med vår fauna samhörande problemen.

En förklaring till dessa uppgifter kan möjligen erhållas av en annan omständighet. I Universitetsbibliotekets samlingar av NILSSONS handskrifter finnes även manuskript till hans föreläsningar i geologi vid universitetet under vårterminen 1847. I samma häfte har NILSSON gjort upp en P. M. angående det åskådningsmaterial, som han skulle medföra till sina föreläsningar i Stockholm. Den finnes på sidan 135 och innehåller bland annat (se Inledn. s. IX): "Tänder från södra Skåne af Mammoth och Hippopot[amus] (sic). NB. Lånas af Gref. STENBOCK". Greve MAGNUS ALBERT STENBOCK på Torsjö hade en stor arkeologisk samling, vari även ingick en del subfossila ben etc. Den arkeologiska delen av samlingen har kommit till Nationalmuseum och den zoologiska till Lunds Universitets zoologiska museum. I Universitetets zoologiska museum finnes emellertid en kindtand av *Elephas indicus*, som härrör från de Stenbockska samlingarne och bär påskrift att vara funnen vid Ljungbyhed. Detta är ju påtagligen oriktigt, men uppgiften är värd beaktande som den sannolika källan till NILSSONS för den tiden felaktiga påstående, att lämningar av mammut blivit funna i Skåne.

Anmärkas bör, att flodhäst lika väl som noshörning under kvartärtiden levde i södra och mellersta Europa.

Vid ett senare tillfälle (1861, Öfversikt K. V. A. Förh. s. 43) uttalar NILSSON bestämt, att "elefanten, tigern, hyaenan, flodhästen, säkert aldrig lefvat här, helst vi aldrig funnit något skelett, knappt en bruten benkots af något enda af dem". K. A. G.

64. Citatet är hämtat ur S. NILSSONS föredrag vid skandinaviska naturforskar-mötet 1842. Bidrag till människosläktets utvecklingshistoria.

65. Utom från mindre avhandlingar, korrespondens och personliga samtal hade S. NILSSON inhämtat ANDERS RETZIUS' kranilogiska system och indelning huvudsakligen från hans avhandlingar: "Om formen af Nordboernes Cranier" i Förhandl. vid de Skandinaviske Naturforskarnes 3:de möte i Stockholm 1842 och "Om formen af hufvudets benstomme hos olika folkslag" i Förhandl. ved de Skandinav. Naturforskernes 4:de Möde i Christiania 1844.

Angående de åsikter S. NILSSON förfäktat i antropologiskt eller etnologiskt hänseende och deras förhållande till andra hänvisar jag till inledningsöversikterna, som GUSTAF RETZIUS lämnar i sitt arbete: "Crania suecica antiqua. Beskrifning af svenska människokranier från sten-, brons- och järnåldern jämte en blick på forskningen öfver de europeiska folkens raskaraktärer". Stockholm 1899. *C. M. F.*

66. Nedanstående kranieförteckning och P. M. var närlagd S. NILSSONS manuskript till Föreläsningarna:

Cranier.

1. Fornskalle från Möen.
2. Iberer från Frankrike RETZ[IUS].
3. Lapp.
4. Eschrichts fornskalle.
5. Lappqvinna.
6. Göth fr. Södra Skåne.
7. Phoeniciske.
8. Bohuslänske.
9. O'Comor.
10. Upsvée fr. Ups. högar.
11. Göth fr. Skåne (med halet på).
12. Westgöthen.
13. Grek (Pelasker).

P. M.

Björntänder, Mammuthbår, Stridslur, Hästkåk, Stridsklubba, Spiralring.

Att de i P. M. omtalade olika sakerna blivit förevisade vid föreläsningarna är ju tydligt. Troligt är att kranierna delvis demonstrerats på en tavla d. v. s. avtecknade, dels i avgjutningar och dels i original. På tavlan hava kranierna tydligen burit samma nummer som i förteckningen. NILSSON säger nämligen på sid. 51 om kraniet från Marly le Roi: "Det är aftecknad under n:r 2", och fortsätter liksom demonstrerande på en tavla: "Man ser att det är i det närmaste fullkomligt likt n:r 1, äfvensom n:r 4, hvilka härleda sig från forngrifter i södra Skandinavien". Denna eller dessa tavlor hava mycket väl kunnat utföras i Lund och av S. NILSSON medförts till Stockholm. I ett brev från ANDERS RETZIUS d. 25 febr. 1846 till S. NILSSON lämnar RETZIUS goda teckningar i profil och uppifrån av Marly le Roi kraniet, n:r 2. Kranierna från Möen, n:r 1 och 4 voro säkerligen avbildningar efter andra bilder. Originalkranierna funnos i Danmark: men några avgjutningar av dem skulle kunna funnits, ehuru de nu ej äro att påträffa i Lund. Huruvida lappkranierna varit avbildade är ej lätt avgöra. De stå i föreläsningarna i sadant sammanhang med de nyssnämnda, att detta ej är otroligt. Emellertid finnas bland zoologiska museets kranier ett kranium betecknat "Lappqvinna af Hagströmer", alltså av så tidigt datum, att det motsvarar n:r 5 i NILSSONS förteckning med all sannolikhet. Då det dessutom både finnes ännu ett lappkranium bland zoologiska museets kranier och ett par i Flormanska samlingen å anatomiska institutionen, meddelade i hans Osteologi, såsom vår första svenska antropologiska kranieskildring, bör även det i "förteckningen" omtalade lappkraniet n:r 3 hava sitt ursprung från samlingar i Lund.

Emellertid har S. NILSSON ej haft *alla* kranierna avbildade utan demonstrerade några i original eller genom gipsavgjutningar. Han säger nämligen på sid. 57: "det cranium, ur Prof. RETZII samling, af en Grek, hvilket jag här fått tillfälle förevisa etc".

Detta anger tydligen att han har kraniet i hand. Han nämner emellertid ej i det sammanhanget något nummer, som skulle fullt bevisa, att detta är "greken" n:r 13 å "förteckningen" men troligt är det dock, isynnerhet som han både i föreläsningen och i förteckningen talar om kraniet såsom tillhörande "pelaskisk stam". Det grekiska brachycefala kranium som ANDERS RETZIUS ägde vid denna tid hade tillhört ett åttaårigt barn, vilket kranium han beskrev i Vet. Akad. Förh. 1847. *C. M. F.*

67. Se not 58. *H. W.*

68. Rörande denna kraniekalott med dess hål samt därtill hörande stycke av en horndolk får jag hänvisa till min avhandling: "Skelettfynd från stenåldersgravar i Nerike samt något om vår stenåldersbefolknings sjukdomar och åkommor", i Fornvännen 1914, där de senaste uppfattningarna av tidsbestämningen för både kranium och dolk äro angivna. Kalotten tillhör säkert stenåldern då en hel horndolk från stenåldern senare funnits och visat sig vara av samma slag som dolkstycket från Tygelsjö. Hänvisningar till föregående arbeten och tydningar av hälets uppkomst äro även lämnade i denna min avhandling. Tygelsjökraniet skulle kunna tänkas vara n:r 11 i "förteckningen", då det där står "(med hälet på)"; men mot detta talar, att på sid. 66 står, att n:r 11 skall vara funnet mellan Malmö och Lund. *C. M. F.*

Femte föreläsningen.

Manuskriptet till femte föreläsningen bär i hög grad prägeln av ett första koncept med talrika ändringar. Inledningen t. o. m. "De kallas på Danska hafstockar" mitt på sid. 55 är skrivet på ett senare tillklistrat blad. Den tidigare avfattningen finnes i behåll å ett löst ark, ursprungligen det yttersta i den tern, som använts till föreläsningen. Början lyder:

"Att elefanter och noshörningar fordom lefvat åtminstone i södra Sverige ådagalade jag genom att framvisa tänder, funna derstädes i jorden och som tillhört dessa djurarter. Vidare nämde jag, att dessa arter äro precis de samma (neml. *Eleph. primigenius* och *Rhinoceros tichorhinus*"). Dessutom omtalas, utöver rekapitulationen av föregående föreläsning, Hannibals elefanter som exempel på hur en plötslig klimatförändring kan vara farlig för en djurart.

På sista sidan av fjärde föreläsningen finnes en P. M. med disposition till redogörelsen för stenåldersfolkets redskap. Däri nämnes som källor Geijer, Svea rikets häfder; Tacitus; Procopius; Kohl, Reise in Irland; "allt hvad Wadström skrifvit". 6:te och sista punkten tycks ha utslutits vid utarbetandet: "Redskap för att bygga hus eller troligen göra *båtar* hvilka de bevisligen haft. NB sådana äro verkligen funna i Gånggrafvarna".

Fortsättningen på denna P. M. hade möjligen varit ämnad som inledning till femte föreläsningen. Den lyder:

"Det står fast att landets äldsta invånare inkommit från Söder med de jagtbara boskapsdjuren. Det står vidare fast, att Lapparna under en långt sednare tid inkommit norra vägen längs fjällryggen likaledes följande Renarna. Att Lapparna fordom gått längre nedåt fjällen än de nu gå nämnde jag, men hur långt nedåt landet de spridt sig är svårt att säga; jag blott nämde att jag ej fått hvarken Lappkran. eller sett lappska —. Men hur långt Ibererna gingo innan de gingo under eller om någon del af dem blandades med sednare invandrade stammar — är svårt att säga. RASK skall hafva funnit likhet mellan Iberiska och Lappska språket efter hvad D:r WILDE anför i en afh. öfver Irl[ands] invån (men jag ej träffat stället hos R.) Jag nämde att vi hittills lika litet funnit cran. hvilka likna Iber eller Lapp mellan Skåne och Norrland som vi funnit ben af Renen. Märkvärdigt är dock att en del Lappska namn verkligen förekomma ej blott på fjällryggen, ty det kan förklaras, men äfven längre ned i landet t. ex. Stocksund, Tullgarn, Sommen, Allvarn m. fl. namn, hvilkas betydelse bäst om ej endast kan förklaras af Lappska. — Också vill jag ej förtiga att jag från en gammal kyrkogård i det inre af Småland erhölet en Hufvudskål som Prof. RETZIUS förklarar ha största likhet med en Lappska.

Men dessa slags undersökningar äro först nyligen började — vi ha ännu för få materialier för att tillfredsställande besvara alla hithörande frågor. Vi hoppas att sedan

uppmärksamheten blifvit rigtad på dessa ämnen skall man med mer sorgfällighet än hittills skett tillvarata de fornsaker i jorden som kunna lemna upplysningar. Emellertid torde det icke skada uttala en mening; ty jag har märkt att det är lättare att få människor att samla bevis för att vederlägga en af andra yttrad mening än för att framkomma med en egen.“

Ännu en, mycket kortfattad, disposition till denna föreläsning finnes på den förutnämnda promemorian över kraniera.

Av annan hand är sista stycket på sid. 66: "Sedan vi nu" etc.

69. Se not 31. K. A. G.

70. NILSSONS framställning av Järavallens bildning låter sig icke så lätt ställa i samband med vår nuvarande kunskap om nivåförändringarne i Norden. Först och främst bör man lägga märke till att NILSSONS åsikter i detta avseende starkt påverkades av de förmenta iakttagelserna vid Stafsten och den slutsats, som han dragit därav, nämligen att Skåne och södra Sverige hålla på att sjunka, varigenom havet mellan Skåne och Tyskland blir allt bredare och bredare. När NILSSON sätter bildningen av Öresund i samband med den flod, som uppkastade Järavallen, är detta att sammanställa två eller flera till tiden olika tilldragelser.

Frågan om Öresunds första bildning är en av de svårast tolkade punkterna i Östersjöns historia. MUNTHE (Geol. Fören. Förhandl. 1910, sid. 1903) anser, att landhöjningen i Öresundstrakten påbörjades strax efter isens avsmältning där, men att Östersjön hade sitt utlopp genom Öresund och (eller) Stora Belt ännu, medan i nordvästra Skåne arktiska förhållanden rådde. Höjningen fortgick emellertid och detta med tämligen snabb fart; Öresund var säkerligen då endast under en mycket kort tid avlopp för det i södra delen av den baltiska dalen samlade smältvattnet, men aldrig under denna period någon infartsväg för salt vatten västerifrån. Det skede, under vilket isranden drog sig tillbaka från sydbalticum till norr om Gottland, kallas också "det första baltiska issjöskedet" (se HÖGBOM, Nivåförändringarna i Norden, 1920, Tabellen). Därpå följer "det första ishavsskedet", då Östersjön över Onega och Ladoga får förbindelse med ishavet.

I och med avsmältningen av isen inträdde landhöjningen, som för Skåne förorsakade, att landet icke allenast nådde det läge, det nu innehar, utan höjdes ännu högre upp. Det är detta, som ådagalägges av de submarina torvmossar, som mångenstädes finnas vid Skånes och Danmarks kuster; i Öresund finnas sålunda submarina torvmossar på över 13 meters djup.

I Östersjöbäckenet bildades då Ancylussjön, vars yta enligt MUNTHE'S åsikt vid dess maximitransgression legat högt över världshavets yta till följd av en betydande landhöjning i söder. Genom denna tvangs nämligen Ancylussjön att transgrediera mot söder, varvid den fick utlopp i Öresunds- och Bälttrakterna. Detta har tvivelsutan varit en våldsam process, genom vilken ej obetydliga förändringar i dessa trakters ytförhållanden förorsakades. Vid den sedan inträffande Litorinasänkningen erhöll Östersjön salt vatten genom sunden i sydväst. Detta enligt MUNTHE'S framställning.

ANTEVS däremot, som i anslutning till DE GEERS¹ forskning ar studerat skalgrusbankar i Bohuslän och i detta sammanhang egnat nivåförändringarne i allmänhet sitt studium, har däremot framställt den tydningen, att Ancylussjöns maximum i den södra delen av Östersjöområdet skulle parallelliseras med den finiglaciala sänkningens maximum. Enligt ANTEVS skulle här en verklig landsänkning ha ägt rum, och Ancylussjöns transgression skulle vara samma fenomen som den finiglaciala sänkningen i Bohuslän. ANTEVS anser, att Ancylussjön redan tidigare haft förbindelse med Västerhavet över Öresund och Belterna, men att dessa varit så smala och grunda, att intet salt vatten förmått intränga västerifrån emot den kraftiga utströmning, som fortfarande förefunnits till följd av den mängd smältvatten, som alltjämt tillfördes Östersjöbäckenet från den rest av landisen, som ännu låg kvar. De submarina torvmossarne i Öresundstrakten och södra Östersjön,

¹ DE GEER anser, att en landhöjningsvåg omedelbart följde på den tillbakavikande iskanten fram till de mellansvenska ändmoränerna. Därefter inträdde en särskild finiglacial landsänkning, vilken i sin ordning följdes av en postglacial landhöjning.

ERNST ANTEVS: Post-glacial Marine Shell-Beds in Bohuslän. Geol. Fören. Förhandl. Bd 39, s. 247—426, 1917.

vilka anföras som bevis för, att Ancylussjön varit helt avstängd, ligga enligt ANTEVS icke på tillräckligt stort djup för att vara beviskraftiga.

Problemet om Ancylussjöns förvandling till ett Litorinahav är sålunda, om Ancylussjöns transgression har haft sin orsak i en normal landsänkning eller i vattenmassornas ansamling i ett instängt bäcken under fortgången av en långsam landhöjning och en därpå plötsligt inträdande, mäktig tappning av vattenmassorna. (Ang. SV. NILSSONS uppfattning om Östersjön såsom insjö, se WALLENGRENS not n:o 37.)

Vilkendera av dessa två uppfattningar, som vid en jämförande diskussion visar sig bliva bestående, är svårt att förutsäga. För våra djurgeografiska spörsmål har det icke någon större betydelse, vilken av dem man ansluter sig till, såsom frågan nu utvecklat sig.

ANTEVS (Senkvartära nivåförändringar i Norden. Förelöpande meddelande. Geol. För. Förh. Bd 43, s. 648, 1921) tyder MUNTHES föregående uppgifter (företrädesvis kartan Pl. 46 B, Geol. För. Förh. Bd 37, 1910 till Kongressguiden: Studies in the Late-Quaternary history of Southern Sweden) sålunda, att "södra Öresund låg omkring 90 m, Darsser Schwelle 110 och Lübeck 124 m högre än för närvarande" och att "Ancylussjöns yta vid tiden för den största transgressionen stod ungefär 65 eller 50 m över havets". En så stark landhöjning skulle naturligtvis ha åstadkommit icke allenast en landförbindelse från Skåne över danska öarne med Jutland, utan även lagt området mellan Skåne, Bornholm och Rügen som torrt land, så att först öster om Bornholm större vattenområden förefunnits.

Om MUNTHES uppfattning är riktig, har "landbryggan" för landdjurens invandring till Skåne varit både bred och bekväm, och existerat även ett stycke in i postglacialsiden. Den teori, som ANTEVS i sitt arbete av 1921 framställer, ger icke större belopp för höjningen i sydvästra Östersjön än för Darsser Schwelle 28 m och för södra Öresund 16 m. Även enligt ANTEVS skulle större invandringsmöjligheter förefunnits för en landfauna än nu; möjligen fanns en landförbindelse från Skåne över Själland, Møen och Falster till Rügen, och i Stora Belt fanns sannolikt endast smala rännor liksom i Langelandsbeltet. Invandrigsvägen har ej varit fullt så bekväm som enligt MUNTHE.

Sedan har emellertid G. LUNDQVIST (Den baltiska issjöns tappning, G. F. F. Bd 43, s. 381, 1921) vid Billingen konstaterat en tappning av den baltiska issjön på högst 17 m, vilket sålunda skulle varit den största möjliga nivåskillnaden mellan den baltiska issjön, Ancylussjön och västerhavet. Med anledning därav har ANTEVS (Den baltiska issjöns tappning och nivåförändringarne, G. F. F. Bd 44, s. 171, 1921) korrigerat sina ovan angivna siffror till 35 m för Darsser Schwelle och till 23 m för södra Öresund. Detta gör avståndet mellan hans åsikt och MUNTHES något mindre och möjligheterna för en enande diskussion mycket större. Efter denna korrektion av ANTEVS blir skillnaden mellan de båda teorierna med avseende på landfaunans invandring föga betydande. *K. A. G.*

(Tillägg under tryckningen.) Det torde böra tillfogas, att Fru ASTRID CLEVE-EULERS arbete "Försök till analys av Nordens senkvartära nivåförändringar" (Geol. För. Förh. Bd. 45, s. 19—107, 1923) kommit mig för sent tillhanda, för att dess avvikande synpunkter här kunnat refereras och tillgodogöras. *K. A. G.*

71. Havstok är ett något äldre danskt ord, som fullkomligt täcker det i modern danska mera brukliga "Strandvold" och vårt svenska strandvall. Särskilt användes "hævede Havstokke" om serier av under en landhöjning bildade strandvallar. *K. A. G.*

72. Om de av Järavallen (Litorinavallen) täckta torvmossbildningarne etc. se: Kartbladet "Skanör", S. G. U. Ser. Aa, N:o 112, sid. 15—20, Sthlm 1895, och "Trelleborg" S. G. U. Ser. Aa, N:o 146, sid. 47—51, Sthlm 1912. *K. A. G.*

73. Se not 37. *H. W.*

74. "Lava fluita" = fluten lava (obsidian). *K. A. G.*

75. I avgjutning demonstrerar S. NILSSON "hufvudet af en O'Connor" nr 9. Han säger: "Jag har erhållit en gipsavgjutning deraf genom Prof. RETZIUS, som erhållit det från en D:r WILDE i Irland". I ett brev från ANDERS RETZIUS till SVEN NILSSON den 15 april 1847 säger RETZIUS: "Jag meddelar dig härom, hvad Doctor Wilde skrivit i ett brev till mig dat. 14 mars 1841. "I possess the skull of Alexander O'Connor, the last descendent of the Irish Kings, which is similarly shaped (elongated). This race was

probably Celtic. I concieve them to have been the earliest settlers in the North of Europe and Ireland.“ Han anser den sålunda för Celtisk, om han däri har rätt, är svårt att säga, troligt är det — men Irland besöktes tidigt äfven af norrmän. Skada att WILDE rakat i den villfarelsen, att de långa skallarna äro äldre än de runda“.

S. NILSSON jämför detta O'Connorkranium med, såsom han säger “hosstående Cranium från en gammal phoenicisk grotta på Malta“. Detta senare kranium är tydligen nr 7 i förteckningen. Ibland zoologiska museets kranier (nytt nummer 27) finnes ett kranium uppställt i glaslåda betecknat: “Det typiska kraniet från Malta“, således det här omtalade kraniet. Se även sid. 19 om detta kranium. *C. M. F.*

76. S. NILSSON talar här om en bestämd huvudform som “framställes här genom figurerna 6, 11 och 12.“ Det är sålunda här fråga om avbildningar av kranier, vilka säkerligen ännu tillhöra museerna i Lund. Att identifiera dem är dock ej lätt. Såsom i noten 68 sagts skulle nr 11 möjligen men mindre troligt vara Tygelsjökalotten. Nr 10 är säkerligen det av ANDERS RETZIUS i hans förut omnämnda avhandling: “Om formen af Nordboernes Cranier“, 1842, omtalade kranium från Uppsala trakten (ej Uppsala högar), vilket RETZIUS erhöll av prosector LIEBECK och om vilket han säger senare i samma avhandling, att han sände “en gipsafgjutning af den fornsvenska hufvudskål, som jag erhållit från Prosector LIEBECK. Ömsesidigt hafva vi gjort den anmärkning, att båda dessa hufvudskålar hafva så nära lika form, att svårigen någon skiljaktighet dem emellan kan upptäckas“. *C. M. F.*

Sjätte föreläsningen.

Vissa delar av sjätte föreläsningen äro, som S. NILSSON själv sid. 71 nämner, hämtade ur hans inträdestal i Vitterhetsakademien, till stor del ordagrant. I manuskriptet äro dessa partier icke utskrivna utan endast markerade genom hänvisning till ifrågasvarande ställe i akademiens handlingar. De sålunda efter inträdestalet här avtryckta ställena äro:

Sid. 74, citatet från Procopius: Beträffande Erulernas religiösa inrättningar... jordade dem genast.

Sid. 75 (överst) till sid. 77 (överst): Taga vi nu en öfversigt... Nordens äldsta historia.

Sid. 77, hela stycket till mitt på sid. 78: Till de skäl jag anfört... i de härjande vikingatågen.

Ett utkast till inledningen finnes å de två sista sidorna av det från femte föreläsningen löstagna ytterarket. Dess motsvarighet i trycket går till mitt på sid 69.

Manuskriptet till den sista föreläsningen är alltigenom egenhändigt, med relativt få ändringar.

77. Se not 70. *K. A. G.*

78. Noterna på denna och nästa sida höra till texten i Vitterhetsakademiens handlingar och ha väl knappast av S. NILSSON återgivits vid föreläsningens hållande. Det anförda arbetet av WIESELGREN är Ny Smålands beskrifning.

79. Efter avskedsorden finnes i manuskriptet en överstruken anteckning av följande lydelse:

“Jag är mycket ledsen att på samma gång jag tolkat min djupa erkänsla nödgas tillkännagifva, att den tillämnade expositionen af de saker, jag här förevisat, måste inställas. Det är aldeles overkställbart att så skyndsamt som vederborde, anordna den, helst sedan bref fr. Universitetet nu anländt, som mana mig att med görligaste första dit återvända. Dock skola dessa föredrag, som jag hoppas, snart blifva från trycket utgifna med afbildningar af alla de föremål jag här haft för afsigt att än ytterligare förevisa.“

Kungl. Fysiografiska Sällskapet i Lund sammanträden under arbetsåret 1921—1922.

1921 d. 12 oktober.

Herr MURBECK höll föredrag: »Studier inom släktena Celsia och Onopordon. (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 32 Nr 9 under titel »Sur quelques espèces nouvelles ou critiques des genres Celsia et Onopordon»).

Herr WALLENGREN höll föredrag och refererade fil. lic. Gustav Thulins avhandling: »Über Cossura longocirrata och över rörgångarna hos Disoma multicetosum». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 32 Nr 10 under titel: »Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. VI. Über Cossura longocirrata Webster und Benedict und über die Röhren von Disoma multicetosum Örsted).

1921 d. 2 november.

Herr WIDMARK höll föredrag: »Översikt av de allra senaste undersökningarna av A-vitaminet och om därmed förbundna framtida problem».

Herr NÖRLUND höll föredrag: »Om interpolation».

Herr BROMAN höll föredrag: »Varför är människan högerhänt».

Herr CHARLIER refererade en avhandling av observator W. Gyllenberg: »Meridianbeobachtungen von 391 hauptsächlich farbigen Sternen». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 32 Nr 11.)

1921 d. 2 december. Sällskapet:s årshögtid.

Sekreteraren Herr FÜRST avgav berättelse om Sällskapet:s verksamhet under det förflutna året.

Ordföranden Herr THUNBERG höll föredrag: »Hygien och kultur».

1922 d. 8 februari.

Herr NELSON höll föredrag: »Den fransk-canadensiska kolonisationen i östra Canada».

Herr HADDING höll föredrag: »Röntgenografisk mineralanalys».

1922 d. 8 mars.

Herr FORSSMAN höll föredrag: »Serologisk syfilisdiagnostik».

Herr WALLENGREN höll föredrag: »Om vegetationsfärgning i havet och refererade

en avhandling av amanuens Gunnar Sjöstedt. »En vegetationsfärgning av Nodularia spumigena i Öresund jämte biologisk översikt över övriga marina baltiska planktonfärgningar». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 33 Nr 2.)
Herr HADDING höll föredrag: »Tektoniska och petrografiska undersökningar inom Fennoskandias södra randzon: I. Röstångafältet». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 33 Nr 4.)

Herr CARLGRÉN refererade en avhandling av e. o. amanuens Gustaf Alsterberg: »Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 33 Nr 1.)

1922 d. 12 april.

Herr NELSON höll föredrag: »De pågående undersökningarna om det skånska landskapets geografiska utveckling under de senaste 200 åren».

Herr ESSEN-MÖLLER höll föredrag: »Kort meddelande om en ovarialtransplantation».

Herr MURBECK höll föredrag: »Megarrhynchus, ett nytt Crucifersläkte» och anmälde till intagande i Sällskap:s Handlingar en avhandling: »Contributions à la connaissance de la flore du Maroc». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 33 Nr 3 och Bd 34 Nr 1.)

Herr WALLENGRÉN refererade en avhandling av fil. lic. Gunnar Sjöstedt: »En orientering över bottenförhållandena i Öresund och södra Östersjön». (Tryckt i Sällskap:s Handlingar Bd 33 Nr 5.)

Herr WALLENGRÉN refererade en avhandling av fil. mag. Herved Berlin: »Untersuchungen über Monocystideen in den vesiculæ seminales der schwedischen Oligocheten».

1922 d. 24 maj (på Hviderup).

Herr GRÖNWALL höll föredrag och demonstrerade vid Gårdstånga kyrka terrängen i landskapsgeologiskt hänseende.

Herr MATS WEIBULL höll föredrag: »Om förändringar av Alnarps strand genom stormarna vintern 1921—1922.

Under Fysiografiska Sällskapets arbetsår 1921—1922 hava fungerat såsom

Ordförande professor TORSTEN THUNBERG,

Sekreterare professor emeritus CARL M. FÜRST,

Skattmästare professor GUSTAF AHLSTRÖM,

Redaktör för Sällskapets Handlingar professor HANS WALLENGRÉN.

Bd 14: 1 — FSH Bd 29: 1 — 1918 (40 kr.). *Borelius, J.*, Malmöhus läns lasarett i Lund 1768—1918. De äldre lasarettbyggnadernas historia. — *Essen-Möller, E.*, Anteckningar om artis obstetriciæ professionen i Lund 1733—1918. — *Fürst, C. M.*, Professorn i fysiologi vid Lunds universitet Magnus Blix' hjärna. — *Broman, I.*, Om Jacobsonska organets konstruktion och funktion. — *Thunberg, T.*, Till frågan om s. k. luftfysiologisk kompensation. — *Bang, I.*, Blutuntersuchungen an pancreasdiabetischen Hunden. — *Overton, E.*, Untersuchungen über die Resorption und die relative Stärke einiger Herzgifte. Nebst einleitenden Versuchen mit Salzen der Alkalien und Erdalkalien. — *Forssman, J.*, Pathogena bakteriers, infektioners och vissa epidemiers beroende af främmande bakterier. — *Petrén, K.*, Sur la question de la polynévrite syphilitique ou mercurielle. Observation d'un cas mortel. — *Sjövall, E.*, Om hjärnsvullnad och dess förekomst vid hjärnskakning. — *Olow, J.*, Om de kirurgiska metoderna för vidgning af cervikalkanalen och modernunnen under hafvandeskap och förlossning. En studie öfver det vaginala kejsarsnittet och de djupa portioincisionerna. — *Ask, F.*, Bidrag till kännedomen om närsynthetens förekomst och grad samt om synskärpan vid närsynthet särskilt hos akademiska medborgare. — *Bäcklund, A. V.*, Ein Satz von Weingarten über auf einander abwickelbare Flächen. — *Brodén, T.*, Über die finite und die transfinite mathematische Induktion. — *Nörlund, N. E.*, Sur le calcul aux différences finies. — *Ekman, V. W.*, Eine analytische Eigenschaft der Stromlinien bei langsamen Flüssigkeitsbewegungen in der Ebene. — *Borelius, G.*, Thermoelektrische Gesetzmässigkeiten bei Legierungen. — *Wicksell, S. D.*, Das Heiratsalter in Schweden 1891—1910. Eine korrelationsstatistische Untersuchung. — *Charlier, C. V. L.*, Stellar clusters and related celestial phenomena. — *Gyllenberg, W.*, Sur la réduction des clichés astrophotographiques et la conversion des mesures en AR et D.

Bd 14: 2 — FSH Bd 29: 2 — 1918 (33 kr.). *Ramberg, L.*, Arseniksyras och arseniksyrlighets elektrolytiska reduktion till arsenikväte vid katoder av olika metaller. — *Smith, L.*, Über die Konstitution der Isotropasäuren. — *Hadding, A.*, Några Lauediagram av fältspat. — *Frödin, J.*, Über das Verhältnis zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des schwedischen Lappland. — *Murbeck, S.*, Über staminale Pseudopetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. — *Gertz, O.*, Skånes zooecidier. Ett bidrag till kännedomen om Sveriges gallbildande flora och fauna. — *Lundegårdh, H.*, Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem und zur kausalen Morphologie. — *Heribert-Nilsson, N.*, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. — *Carlgren, O.*, Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. IV. Die Infusoriengattungen Lembus Cohn und Plagiopyla Stein, von *H. Wallengren*. — *Naumann, E.*, Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. — *Bengtsson, S.*, Braconologische Beiträge.

Bd 15 — FSH Bd 30 — 1919 (40 kr.). *Lundegårdh, H.*, Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln. II. — *Stadler, S.*, Sur les systèmes d'équations aux différences finies linéaires et homogènes. — *Troedsson, G. T.*, Om Skånes brachiopodskiffer. — *Dahlgren, T.*, Sur le théorème de condensation de Cauchy. — *Westerlund, A.*, Om hästens ileo-ceko-koliska tarmområde. — *Möller, E.*, Optiskt aktiva α_1 -dimetylglutarsyror. — *Weibull, M.*, Biologiskt-botaniska undersökningar af Öresund. I. Studier öfver svensk tång, företrädesvis från Öresund. — *Gertz, O.*, Studier öfver klyföppningarnas morfologi med särskild hänsyn till deras patologiska utbildningsformer. — *Hägqvist, G.*, Epidermisstudier. 1. De Langerhans'ska cellerna. 2. Om den vitala metylenblåfärgningen av epidermis. — *Murbeck, S.*, Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. I. Vorkommen und Bedeutung von Schleimabsonderung aus Samenhüllen.

Bd 16 — FSH Bd 31 — 1920 (40 kr.). *Funkquist, H. P. A.*, Asaphusregionens omfattning i sydöstra Skåne och på Bornholm. — *Turesson, G.*, The cause of plagiotropy in maritime shore plants. — *Nörlund, N. E.*, Sur une application des fonctions permutables. — *Essen-Möller, E.*, Om kajsarsnittets ställning inom den nutida förlossningskonsten. — *Johansson, B.*, Der Gaswechsel bei Tenebrio molitor in seiner Abhängigkeit von der Nahrung. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. V. Polychæta, von *A. Eliason*. — *Sjöstedt, G.*, Algologiska studier vid Skånes södra och östra kust. — *Gyllenberg, W.*, Über die Intensitätsverteilung im Spektrum des δ -Cephei-Veränderlichen S Sagittae. — *Tandberg, J. G.*, Die Triewaldsche Sammlung am physikal. Institut der Universität zu Lund und die Original-Luftpumpe Guerikes. — *Leche, W.*, Morphologisch-geographische Formenreihen bei den Säugetieren. — *Bäcklund, A. V.*, Zur Transformationstheorie partieller Differentialgleichungen zweiter Ordnung.

Bd 17 — FSH Bd 32 — 1921 (35 kr.). *Murbeck, S.*, Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. II. Die Synaptospermie. — *Arwin, A.*, Die Kongruenzen $(\lambda + 1)^p - \lambda^p - 1 \equiv 0 \pmod{p^v}$ und die Natur ihrer Lösungen. — *Troedsson, G. T.*, Bidrag till kännedomen om Västergötlands yngsta ordovicium jämte ett försök till parallellisering av de ordovicisk-gotlandiska gränslagren i Sverige och N. Amerika. — *Naumann, E.*, Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I. Über die Technik des Nahrungserwerbs bei den Cladoceren und ihre Bedeutung für die Biologie der Gewässertypen. — *Nordqvist, H.*, Studien über das Teichzooplankton. — *Hadding, A.*, Röntgenographische Untersuchung von Feldspat. — *Brodén, T.*, Über verschiedene Gesichtspunkte bei der Grundlegung der mathematischen Analysis. — *Naumann, E.*, Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. — *Murbeck, S.*, Sur quelques espèces nouvelles ou critiques des genres Celsia et Onopordon. — Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. VI. Über Cossura longocirrata Webster und Benedict und über die Röhren von Disoma multisetosum Örsted, von *G. Thulin*. — *Gyllenberg, W.*, Meridianbeobachtungen von 391 hauptsächlich farbigen Sternen.

Bilaga till varje band: »Fysiografiska Sällskapet sammanträden».

Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 18.

K. Fysiografiska Sällskapetets Handlingar. N. F. Bd 33.

Pris kr. 50:00.

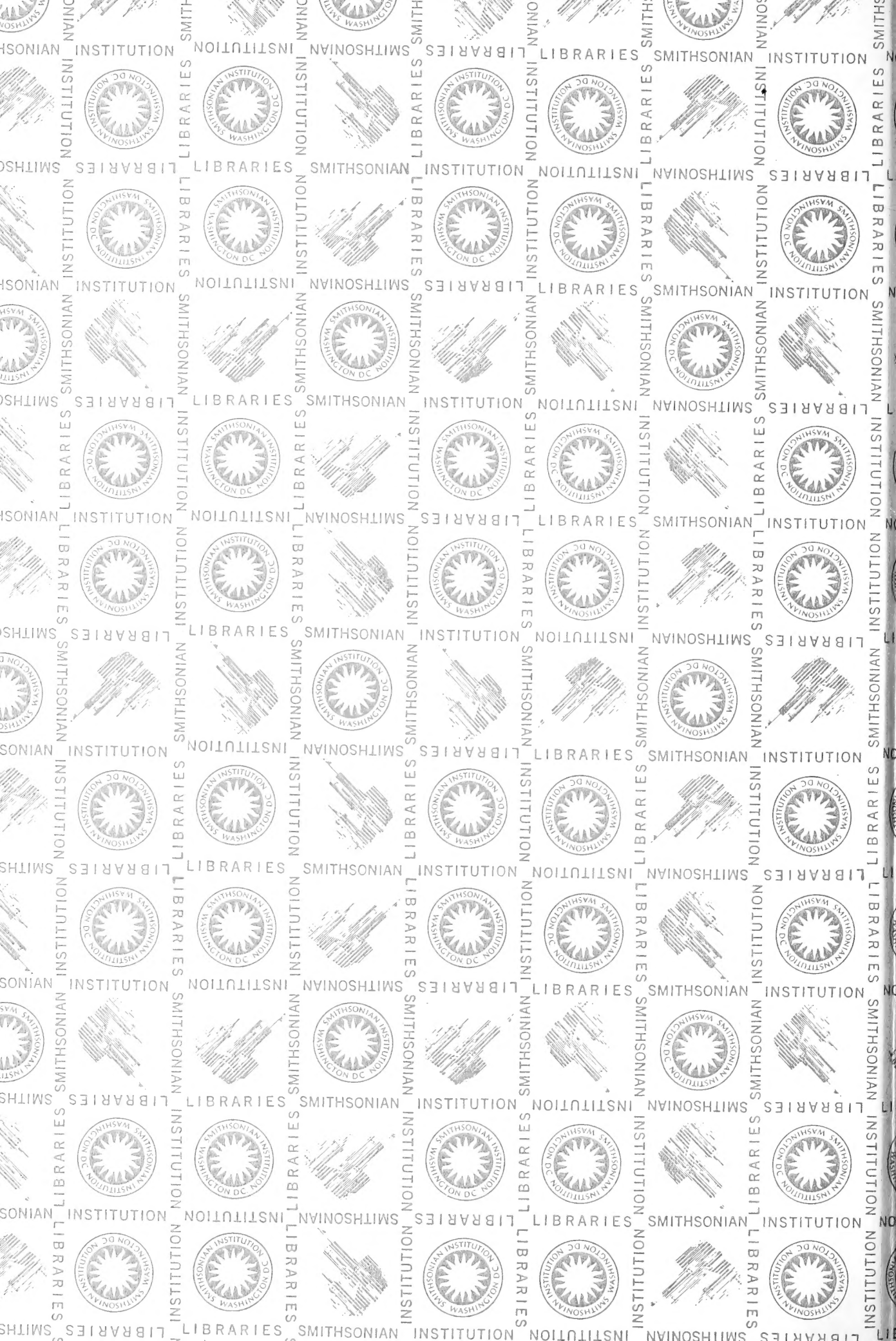
Innehåll:

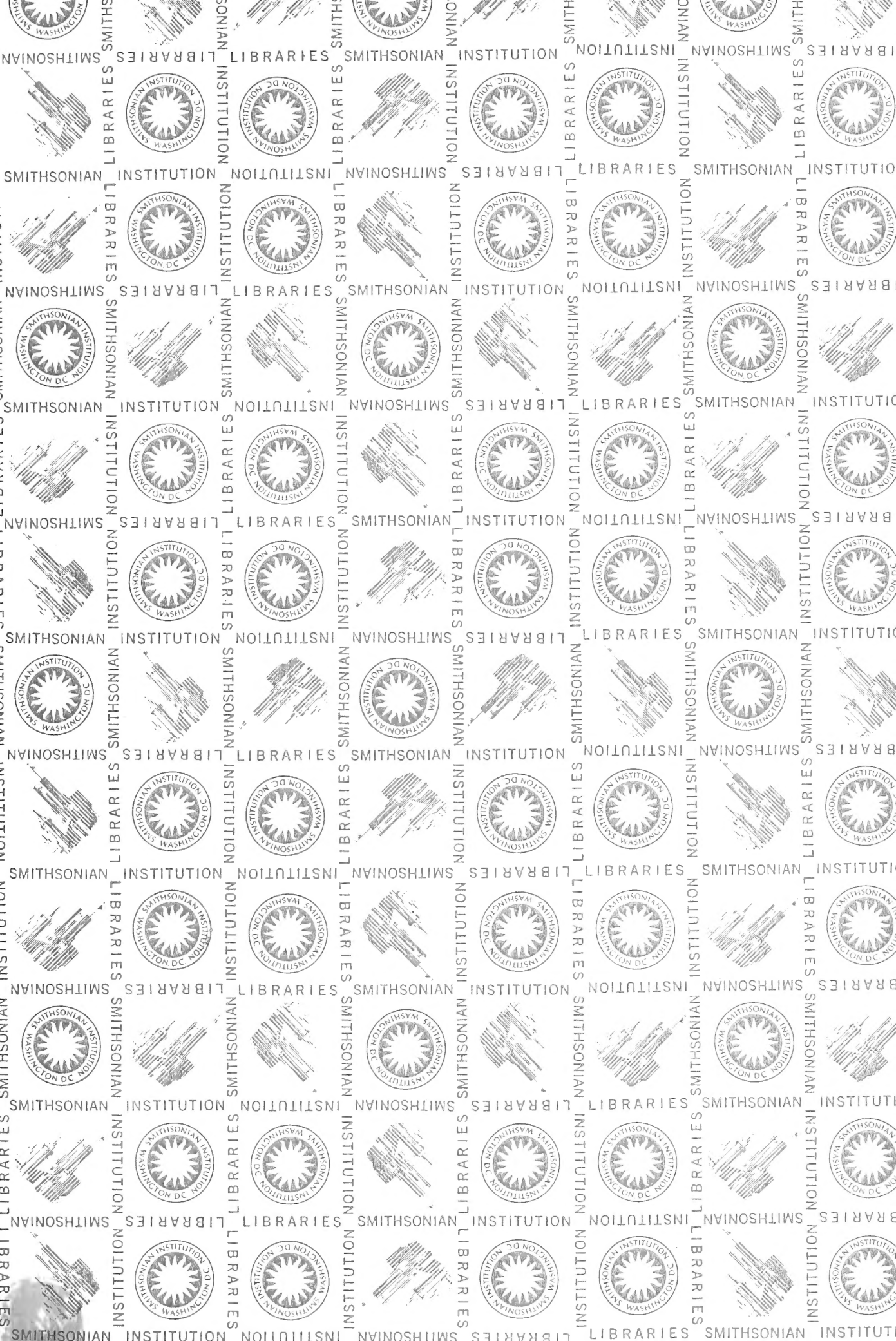
1. ALSTERBERG, GUST., Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage. Kr. 10:00.
 2. SJÖSTEDT, GUNNAR, En vegetationsfärgning av Nodularia spumigena i Öresund jämte biologisk översikt över övriga marina baltiska planktonfärgningar. (Biologiskt-botaniska undersökningar av Öresund II.) Kr. 2:00.
 3. MURBECK, SV., Contributions à la connaissance de la flore du Maroc. I. Ptéridophytes-Légumineuses. Kr. 14:50.
 4. HADDING, ASSAR, Tektoniska och petrografiska undersökningar inom Fennoskandias södra randzon. I. Röstånga-fältet. Kr. 4:50.
 5. SJÖSTEDT, L. GUNNAR, En orientering över bottenförhållandena i Öresund och södra Östersjön. (Undersökningar över Öresund. IX.) Kr. 3:00.
 6. WESTBLAD, EINAR, Zur Physiologie der Turbellarien. I. Die Verdauung. II. Die Exkretion. Kr. 12:50.
 7. HÅKANSSON, ARTUR, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Kr. 6:50.
 8. NILSSON, SVEN, Sverige och dess inbyggare före den historiska tiden. Föreläsningar hållna i Stockholm i maj 1847. Utgivna på uppdrag av Kungl. Fysiografiska sällskapet i samband med dess 150-årsjubileum av Bert Möller. Kr. 6:00.
-
9. Fysiografiska Sällskapetets sammanträden 1921—1922.

Varje avhandling säljes särskilt.

De närmast föregående bandens innehåll: se omslagets 2 och 3 sida.

I bokhandeln finnes att tillgå: Innehållsförteckning, systematisk översikt och författareregister till Lunds Universitets Årsskrift [Första följden], Tom. 1—40, utarbetade av P. Sjöbeck. Lund, C. W. K. Gleerup, 1906. Kr. 1:00.





SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01357 4629