



DEU
2336

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

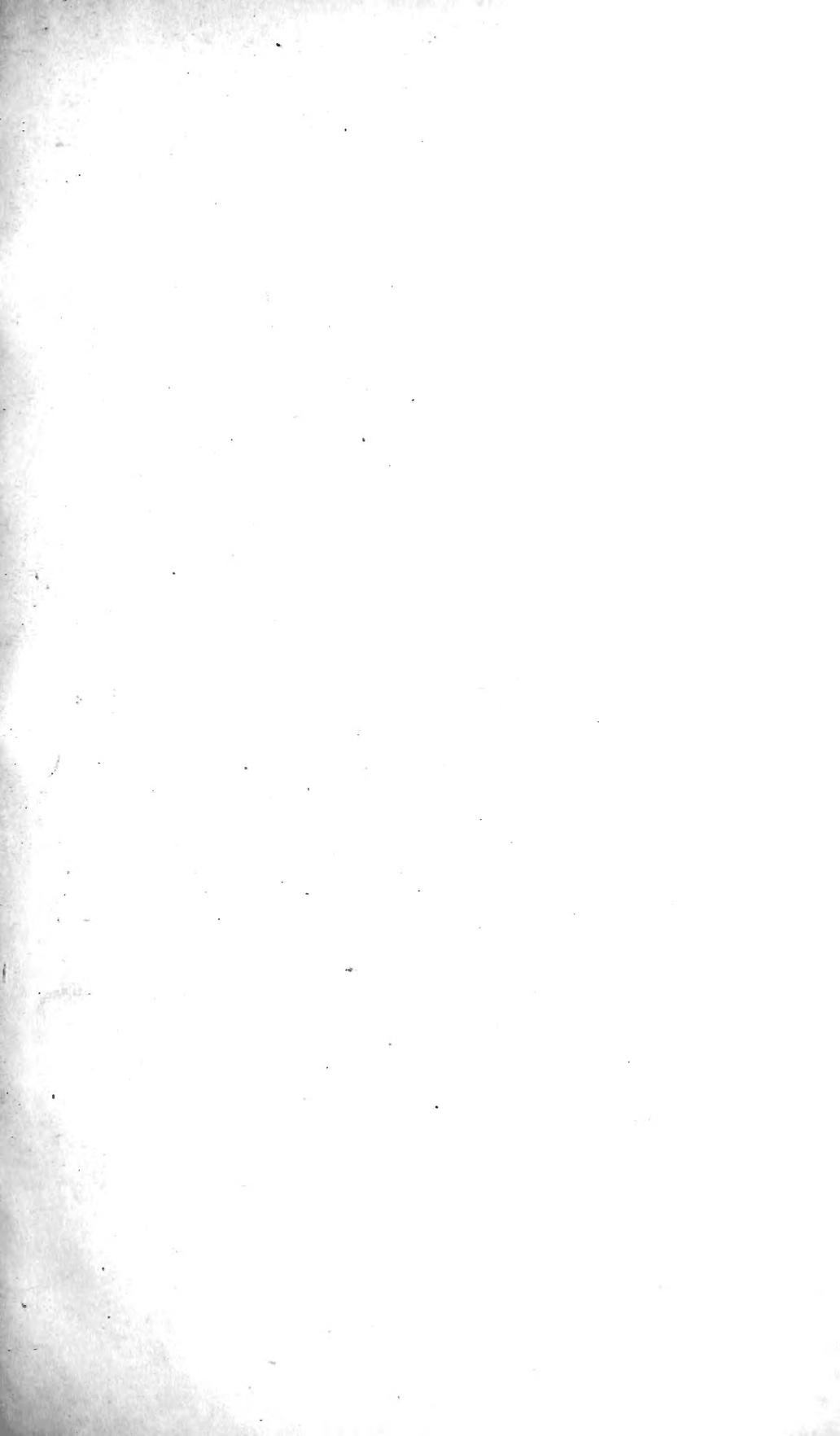
OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

12755

Bought.

September 10, 1906 - October 7, 1908.



001

12755

Verhandlungen
der
Deutschen Zoologischen Gesellschaft

auf
der achtzehnten Jahresversammlung
zu
Stuttgart, den 9. bis 11. Juni 1908

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. E. Korschelt
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 46 Figuren im Text und 2 Tafeln



Leipzig
Verlag von Wilhelm Engelmann
1908

A

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Soeben ist erschienen:

Archiv für Zellforschung

Unter Mitwirkung
namhafter Gelehrter des In- und Auslandes

herausgegeben von

Dr. Richard Goldschmidt

Privatdozent an der Universität München

Erster Band

Viertes Heft

Mit 6 Tafeln und 7 Textfiguren

gr. 8. 1908. Preis geheftet M 11.—

Inhalt:

M. G. Sykes, Note on the number of the Somatic chromosomes in *Funkia*. (With plate XVI.) — **Honoré Lams**, Les Divisions des Spermatoctes chez la Fourmi (*Camponotus herculeanus* L.). (Avec planche XVII.) — **Alfred Kühn**, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren *Daphnia pulex* De Geer und *Polyphe-mus pediculus* De Geer. (Mit Taf. XVIII—XXI u. 6 Fig. im Text.) — **Vladislav Růžicka**, Zur Kenntnis der Natur und Bedeutung des Plastins. — **R. Fick**, Zur Konjugation der Chromosomen. — **Friedr. Meves**, Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! (Mit 1 Fig. im Text.) — **R. Goldschmidt**, Ist eine parallele Chromosomenkonjugation bewiesen?

Das Archiv erscheint in zwanglosen Heften, die zu Bänden von etwa 40 Druckbogen Text und 20 Tafeln zum Preise von etwa M 40.— vereinigt werden. Auf die Ausstattung von Text wie Tafeln wird besondere Sorgfalt verwandt.

Das Archiv veröffentlicht Arbeiten in *deutscher, französischer, englischer und italienischer Sprache*.

Das *Archiv für Zellforschung* soll *eine rein wissenschaftliche Zeitschrift sein, die Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zellenlehre veröffentlicht. Sie bringt also neben den Arbeiten über Bau und Leben der tierischen und pflanzlichen Zelle und ihrer Teile alle Arbeiten, die die Zelle als solche von irgend einem Standpunkte aus betrachten*. Es ist dabei gleichgültig, ob Geschlechtszellen oder Gewebszellen, unter Umständen auch Protozoenzellen das Untersuchungsmaterial abgeben, wenn nur die Fragestellung sich auf das Allgemein-Celluläre bezieht. Außerdem soll durch *ständige kritische wie Autoreferate anderwärts erscheinender Zellarbeiten* das Archiv zum *wirklichen Zentrum der Cytologie* werden.

Das erste Heft des neuen Organs wird durch alle Buchhandlungen zur Ansicht vorgelegt.

OCT 7 1908

Verhandlungen

der

Deutschen Zoologischen Gesellschaft

auf

der achtzehnten Jahresversammlung

zu

Stuttgart, den 9. bis 11. Juni 1908

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. E. Korschelt

Schriftführer der Gesellschaft

Mit 46 Figuren im Text und 2 Tafeln

Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann

1908

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|------------------------|-------|
| Teilnehmer | 5 |
| Tagesordnung | 6 |

Erste Sitzung.

| | |
|---|----|
| Eröffnung der Versammlung | 8 |
| Begrüßungsreden | 8 |
| V. Haecker: Geschichte des Stuttgarter Zoologischen Instituts | 10 |
| Geschäftsbericht des Schriftführers | 13 |
| Wahl der Revisoren | 21 |
| F. Zschokke (Basel): Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. (Mit Tafel I u. II.) | 21 |
| Geschäftliche Mitteilungen | 78 |

Zweite Sitzung.

| | |
|--|-----|
| Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes | 78 |
| Beratung über die Ausübung der Vorstandswahl | 78 |
| Antrag Doflein (Dr. Stromer-München) auf Gründung von Stationen zum Schutz der Menschenaffen | 80 |
| Bericht des Herausgebers des »Tierreiches«, Prof. F. E. Schulze (Berlin) | 81 |
| J. Meisenheimer (Marburg): Über den Zusammenhang von Geschlechts- drüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. (Mit 2 Figuren im Text.) | 84 |
| C. Hennings (Karlsruhe): Zur Biologie der Ipiden | 96 |
| H. Spemann (Würzburg): Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltier- auges | 101 |
| V. Haecker (Stuttgart): Bemerkungen zu den Demonstrationen von H. Mat- scheck und J. Schiller: Über die »Vierergruppen« der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. (Mit 10 Figuren im Text.) | 110 |
| O. Maas (München): Über den Bau des Meduseneis. (Mit 7 Figuren im Text.) | 114 |
| E. Wolf (Frankfurt a. M.): Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands | 129 |

Dritte Sitzung.

| | |
|---|-----|
| H. Simroth (Leipzig): Über den Einfluß der letzten Sonnenfleckenperiode auf die Tierwelt | 140 |
| K. Künkel (Ettlingen): Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken | 153 |
| E. Link (Tübingen): Über die Stirnagen der Orthopteren. (Mit 2 Figuren im Text.) | 161 |
| V. Franz (Helgoland): Der Fächer im Auge der Vögel. | 167 |
| Demonstrationen | 171 |

Vierte Sitzung.

| | Seite |
|---|-------|
| O. Nüsslin (Karlsruhe): Die Larven der Gattung <i>Coregonus</i> , ihre Beziehungen zur Biologie, und ihre systematische Behandlung. (Mit 17 Figuren im Text.) | 172 |
| V. Haecker (Stuttgart): Über Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung. (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus). (Mit 2 Figuren im Text.) | 194 |
| O. Nüsslin (Karlsruhe): Zur Biologie der <i>Chermes piceae</i> Ratz. (Mit 4 Figuren im Text.) | 205 |
| E. Knoche (Stuttgart): Über Insektenovarien unter natürlichen und künstlichen Bedingungen | 224 |
| Klunzinger (Stuttgart): Über neue Funde von schwarzen Grasfröschen. (Mit 1 Figur im Text.) | 230 |
| R. Woltereck (Leipzig): Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. (Mit 1 Figur im Text.) | 234 |
| F. Baltzer (Würzburg): Über die Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern | 240 |
| Klunzinger (Stuttgart): Die Trommelsucht der Kropffelchen oder Kilchen (<i>Coregonus acronius</i> Rapp) | 241 |
| Demonstrationen | 242 |
| Schluß der Versammlung | 243 |

Anhang.

| | |
|--------------------------------------|-----|
| Verzeichnis der Mitglieder | 244 |
|--------------------------------------|-----|

Anwesende.

Vorstand: Prof. VON GRAFF (Graz), Vorsitzender, Prof. HERTWIG (München), Prof. BRAUER (Berlin), stellvertretende Vorsitzende, Prof. KORSCHOLT (Marburg), Schriftführer.

Mitglieder: Dr. BALTZER (Würzburg), Prof. BLOCHMANN (Tübingen), Dr. BRESSLAU (Straßburg), Prof. BÜTSCHLI (Heidelberg), Dr. DINGLER (Würzburg), Prof. DOFLEIN (München), Prof. ESCHERICH (Tharandt), Dr. FRANZ (Helgoland), H. GLAUE (Marburg), Prof. GOETTE (Straßburg), Prof. GRUBER (Freiburg), Prof. HAECKER (Stuttgart), Dr. HARMS (Marburg), Dr. HEIN (München), Dr. HEMPELMANN (Leipzig), Dr. HENNINGS (Karlsruhe), Prof. HESSE (Tübingen), Prof. HEYMONS (Berlin), Dr. HILZHEIMER (Stuttgart), Prof. HOFER (München), Dr. K. R. HOFFMANN (Basel), Dr. R. W. HOFFMANN (Göttingen), Dr. JAPHA (Tübingen), Dr. KLINCKHARDT (Leipzig), Prof. KLUNZINGER (Stuttgart), Prof. KRIMMEL (Stuttgart), Dr. KÜHN (Freiburg), K. KÜNKEL (Esslingen), Prof. LAMPERT (Stuttgart), Prof. LAUTERBORN (Heidelberg), Prof. LIST (Darmstadt), Prof. LOHMANN (Kiel), Prof. MAAS (München), Dr. MAIER (München), Prof. MEISENHEIMER (Marburg), E. NÄGELE (Stuttgart), Prof. NÜSSLIN (Karlsruhe), H. PRELL (Dresden), Prof. RHUMBLER (Münden), Dr. SCHLEIP (Freiburg), Prof. SCHUBERG (Berlin), Dr. SCHWANGART (Neustadt), Prof. SIMROTH (Leipzig), Prof. SPEMANN (Würzburg), Prof. SPENGLER (Gießen), Dr. STEINMANN (Basel), Prof. ZUR STRASSEN (Leipzig), Dr. STREIFF (Gießen), Dr. TOENNIGES (Marburg), Prof. VANHÖFFEN (Berlin), Dr. VERSLUYS (Gießen), Dr. WEBER (Kassel), Prof. WELTNER (Berlin), F. WINTER (Frankfurt), Dr. E. WOLF (Frankfurt), Prof. WOLTERECK (Leipzig), Prof. ZSCHOKKE (Basel).

Gäste: Dr. M. AUERBACH (Karlsruhe), Dr. C. BECK (Stuttgart), H. BRAUN (Stuttgart), Dr. BUCHNER (Stuttgart), Fr. H. DIETERLE (Stuttgart), J. EICHLER (Stuttgart), E. ENTRESS (Stuttgart), H. FISCHER (Stuttgart), Fr. M. FISCHER (Stuttgart), Dr. C. FLOERICKE (Stuttgart), Prof. FRAAS (Stuttgart), Prof. FÜNFSTÜCK (Stuttgart), G. GLAUE (Marburg), Prof. W. GMELIN (Stuttgart), Dr. K. GRUBER (München), L. HAECKER (Stuttgart), Prof. v. HELL (Stuttgart), K. HIMPEL (Stuttgart), S. HEMPELMANN (Leipzig), E. KLUNZINGER (Stuttgart),

Dr. E. KNOCHE (Stuttgart), O. KRIMMEL (Stuttgart), E. LINK (Tübingen), Dr. H. N. MAIER (München), H. MATSCHECK (Stuttgart), Dr. MATTES (Stuttgart), Frä. M. H. MÜHLBERGER (Stuttgart), Dr. F. NIEDEN (Berlin), Prof. Sauer (Stuttgart), Dr. SCHILLER (Stuttgart), E. SEYDEL (Stuttgart), W. SPEMANN (Stuttgart), Dr. STECHOW (München), Prof. VON SUSSDORF (Stuttgart), G. Techow (Marburg), Dr. WEINBERG (Stuttgart), F. ZSCHOKKE (Basel).

Tagesordnung.

Montag, den 8. Juni, Abends 6 Uhr: Vorstandssitzung.

8 Uhr Begrüßung und gesellige Zusammenkunft der Teilnehmer im Hotel Viktoria.

Dienstag, den 9. Juni, 9—12¹/₂ Uhr: Erste Sitzung.

- 1) Eröffnung der Versammlung durch den Herrn Vorsitzenden.
- 2) Begrüßung durch den Rektor der Technischen Hochschule, Herrn Prof. FÜNFSTÜCK.
- 3) Begrüßung durch den Direktor der Tierärztlichen Hochschule, Herrn Prof. VON SUSSDORF.
- 4) Begrüßung durch den Gemeinderat Herrn Dr. MATTES in Vertretung der Stadtverwaltung von Stuttgart.
- 5) Begrüßung durch Herrn Prof. HAECKER im Auftrag der Stuttgarter Zoologen.
- 6) Bericht des Schriftführers.
- 7) Wahl der Revisoren.
- 8) Geschäftliche Mitteilungen.
- 9) Referat des Herrn Prof. ZSCHOKKE (Basel): Die Beziehungen der Mitteleuropäischen Fauna zur Eiszeit.
- 10) Prof. LAMPERT: Das Zoologische Museum in Stuttgart.
- 11) Prof. FRAAS: Das Paläontologische Museum in Stuttgart.

Nachmittags 3—6 Uhr: Besichtigung des Zoologischen und Paläontologischen Museums unter Führung der Herren Prof. LAMPERT und FRAAS. — Nachher gemeinsamer Spaziergang nach der Uhlandshöhe.

Mittwoch, den 10. Juni, 9—1 Uhr: Zweite Sitzung.

- 1) Wahl des nächsten Versammlungsorts.
- 2) Geschäftliche Mitteilungen.
- 3) Vorläufige Beratung über die Art der Vorstandswahl.
- 4) Bericht des Herausgebers des »Tierreich«.
- 5) Vorträge der Herren MEISENHEIMER und HENNINGS.

- 6) Antrag DOFLEIN wegen Gründung von Stationen zum Schutz der Menschenaffen in Afrika.
- 7) Vorträge der Herren SPEMANN, KORSCHOLT, HAECKER, MAAS, WOLF.

Nachmittags 3—6 Uhr: Dritte Sitzung.

Demonstrationen.

Vorträge der Herren SIMROTH, KÜNKEL, LINK und FRANZ.

Nachher gemeinsamer Spaziergang nach dem Hasenberg.

Donnerstag, den 11. Juni, 9—1 Uhr: Vierte Sitzung.

- 1) Geschäftliche Mitteilungen. Beratung über den Tauschverkehr der Gesellschaft.
- 2) Bericht der Rechnungsrevisoren.
- 3) Vorträge der Herren NÜSSLIN, HAECKER, NÜSSLIN, KNOCHE, LAMPERT, KLUNZINGER, ESCHERICH, WOLTERECK, WOLF, BALTZER, KLUNZINGER.
- 4) Demonstrationen.

Nachmittags 3 Uhr: Demonstrationen.

Nachher Besichtigung der Sehenswürdigkeiten der Stadt.

6 Uhr: Gemeinsames Mittagessen.

Freitag, den 12. Juni: Ausflug nach Urach.

Erste Sitzung.

Montag, den 8. Juni, Abends 6 Uhr.

Der Vorsitzende, Herr Prof. VON GRAFF, eröffnete die 18. Jahresversammlung mit einer Begrüßung der sehr zahlreich erschienenen Teilnehmer. Darauf begrüßte der Rektor der Technischen Hochschule, Herr Prof. Dr. FÜNFSÜCK im Namen des Senats der Kgl. Technischen Hochschule und zugleich auch im Namen des Kultusministers VON FLEISCHHAUER, der zu seinem Bedauern am Erscheinen verhindert war, die Versammlung und hieß sie in den Räumen der Alma mater herzlich willkommen. Er führte etwa folgendes aus: Zwischen den erkenntnistheoretischen Grundlagen der biologischen Wissenschaften, sowie auch zwischen den Ergebnissen ihrer Forschungen einerseits und den technischen Wissenschaften andererseits sind jetzt schon mannigfaltige Beziehungen vorhanden und es läßt sich mit Sicherheit voraussagen, daß sie in der Zukunft sich noch mehren werden. — Die verschiedenen Wissensgebiete lassen sich schon längst nicht mehr wie ein Baugrund parzellieren, sie greifen vielfach ineinander über, es ergeben sich Wechselbeziehungen, an welche früher niemand gedacht hat. Mehr und mehr kommen wir wieder zu einem gewissen Sozialismus im modernen Wissenschaftsbetrieb. Wer hätte vor rund 100 Jahren, als die ersten schüchternen Versuche gemacht wurden, den technischen Fächern eine wissenschaftliche Grundlage zu geben, gedacht, daß heute an den Vorlesungen des Zoologen an einer technischen Hochschule Studierende aller Abteilungen — das sind die Fakultäten der Universitäten — regen Anteil nehmen! Der wissenschaftlich gebildete Techniker kann heute, wenn er die Höhe seiner Wissenschaft erreichen will, an den erkenntnistheoretischen Fragen der biologischen Wissenschaften nicht mehr achtlos vorübergehen. Der Techniker muß heute mit einer weit sorgfältigeren, schwereren wissenschaftlichen Rüstung in das praktische Leben eintreten als in früheren Zeiten, wenn er im Konkurrenzkampf siegreich sein will. — Unwillkürlich erinnern wir uns da an Goethe, der wiederholt Eckermann gegenüber sich mit einer gewissen Befriedigung darüber ausgesprochen hat, wie es doch in seiner Jugend

so behaglich, wie gering doch damals der Betrag des Wissens gewesen sei, den man von einem jungen gebildeten Menschen forderte. — Von der Höhe seines Alters herab bemitleidete er des öfteren das heranwachsende Geschlecht ob der weit schwereren Bürde, mit welcher es den Weg durch das Leben antreten müsse. — Letzteres gilt in unserer Zeit in noch viel, viel höherem Maße. Es gereicht mir zu großer Freude, hier feststellen zu können, daß auch an unserer Hochschule die Zoologie volles Bürgerrecht erlangt hat, daß sie sozusagen majorenn geworden ist. Die Vertreter Ihrer Wissenschaft an unserer Hochschule haben mit klarem Blick erkannt, welche Richtung sie ihrer Lehrtätigkeit geben mußten, um den besonderen Bedürfnissen zu entsprechen, um erfolgreich zu sein. Sie haben sich dadurch nicht nur ein Verdienst um die Förderung Ihrer Wissenschaft, sondern auch ganz besonders um den weiteren Ausbau unserer Hochschule erworben. Ich habe die Empfindung, daß in dem Entschluß, für Ihre Tagung Stuttgart auszuwählen, eine Anerkennung der Verdienste meiner Kollegen, Ihre Wissenschaft auch an unserer Hochschule zur Geltung gebracht zu haben, zum Ausdruck gelangt. Dafür Ihnen meinen wärmsten Dank auszusprechen ist für mich eine angenehme Pflicht. Daß Ihre Tagung in wissenschaftlicher Beziehung einen erfolgreichen Verlauf nehmen wird, dafür bürgen die Namen derer, die ich hier versammelt sehe; möge sie auch im übrigen zu einer lieben Erinnerung für Sie werden!

Der Direktor der Tierärztlichen Hochschule, Herr Prof. Dr. von SUSDORF, begrüßte die Versammlung ebenfalls im Auftrage des Lehrkörpers dieser Hochschule. Die tierärztliche Wissenschaft, führte er aus, sei mit der zoologischen Wissenschaft aufs engste verknüpft und gehe mit ihr in manchen Dingen Hand in Hand. Zur Förderung der Zoologie habe die tierärztliche Wissenschaft einen gewissen, wenn auch kleinen Beitrag geliefert. Den anwesenden Vertretern der Zoologischen Institute möchte er den Dank aussprechen für das Entgegenkommen, das sie den Angehörigen der tierärztlichen Wissenschaft bei Erlangung der akademischen Doktorwürde gezeigt haben. Im übrigen wünsche er der Tagung einen günstigen Verlauf.

Herr Gemeinderat Dr. MATTES-Stuttgart begrüßte die Erschienenen im Auftrag der Stadt Stuttgart. Wenn auch bei oberflächlicher Betrachtung ein Zusammenhang zwischen der Zoologischen Wissenschaft und der Stadtverwaltung nicht bestehe, so müsse man doch zu einem anderen Ergebnis gelangen, wenn man die Wissenschaft im ganzen

Zusammenhang mit der menschlichen Bildung, die zoologische Wissenschaft als Kultur- und Bildungsfaktor betrachte. Die Tierwelt sei von allen Gebilden der Natur dem Menschen am nächsten. Wenn er nun sagen solle, was die Stadt der Versammlung ihrerseits bieten könnte, so müsse er auch wieder auf die Natur zurückgreifen und auf die landschaftlich so reizvolle Umgebung Stuttgarts verweisen. Er wünsche den Beratungen einen guten Verlauf und hoffe, daß die Teilnehmer von Stuttgart die angenehmsten Erinnerungen mit nach Hause nehmen werden.

Herr Prof. HAECKER begrüßt die Versammlung gleichzeitig im Auftrag der Stuttgarter Zoologen mit folgenden Worten:

Meine sehr geehrten Herren Kollegen!

Im Namen der Stuttgarter Zoologen heiße ich Sie herzlich willkommen. Wir freuen uns, daß Sie so zahlreich hier eingetroffen sind und daß also die Erinnerungen an das Schwabenland, welche Sie vor vier Jahren von der Landesuniversität mitgenommen haben, so anregende und nachhaltige gewesen sind, daß Sie aufs neue unserem Lande einen Besuch abstatten wollen. Wir wünschen, daß sich auch Stuttgart als angenehmer Versammlungsort erweisen möge, und daß Sie hier einige behagliche Stunden zubringen, welche dem wissenschaftlichen Gedankenaustausch und dem persönlichen Zusammenschluß der älteren und jüngeren Kollegen aus Nord und Süd, aus Österreich und der Schweiz dienen.

Seit langer Zeit ist es Brauch, daß bei der Begrüßung ein Vertreter des Faches einen Überblick gibt über die lokalen Unterrichts- und Arbeitsverhältnisse und über die Existenzbedingungen, unter denen die zoologische Wissenschaft ungehindert und fröhlich gedeiht, oder mit welchen sie sich abzufinden hat.

Ich werde Sie, meine Herren, nicht lange mit den Verhältnissen an den drei Hochschulen in Stuttgart und Hohenheim aufhalten, denn unsere geschichtliche Entwicklung ist kurz und unsere Einrichtungen sind nahe beieinander. Aber vielleicht ist es doch angebracht, einige Worte darüber zu sagen. Sie kommen ja größtenteils aus modernen und wohleingerichteten Instituten und wenigstens die Jüngeren unter Ihnen kennen nicht das harte Sichdrängen im Raum und den Kampf um Geltung, den an einer jungen Hochschule die einzelne Wissenschaft, zwischen vielen mächtig aufstrebenden, vom Zeitgeist getragenen Genossinnen zu führen hat. So wird es vielleicht für manchen von Ihnen von Interesse sein, einen Frühzustand kennen zu lernen, wie er für die Zoologie vor

etwa 50 oder 100 Jahren auch an den deutschen Universitäten bestand und für den vor allem äußerste Raumbeschränkung und Häufung von heterogenen Lehraufträgen in einer Hand charakteristische Merkmale sind.

Nachdem an der seit 1840 bestehenden polytechnischen Schule, der Vorläuferin der jetzigen Technischen Hochschule, der zoologische Unterricht durch den Mineralogen KURR und später durch den Botaniker AHLES erteilt worden war, erhielt im Jahr 1869 GUSTAV JÄGER einen besonderen Lehrauftrag für Zoologie und Anthropologie. Im Jahre 1875 wurde sodann eine Hauptlehrerstelle, die jetzige ordentliche Professur, begründet. Außer den realistischen Lehramtskandidaten, welche damals schon einen Teil ihres Studiums in Stuttgart absolvieren durften, nahmen die Studierenden der damaligen Tierarzneischule an den Vorlesungen teil und außerdem war JÄGER verpflichtet, in der 1½ Stunden entfernten, damals nur zu Fuß oder mit Post zu erreichenden landwirtschaftlichen Akademie in Hohenheim zweimal wöchentlich Zoologie zu lesen. G. JÄGER, einer der Vorläufer der neuen biologischen Richtung in der deutschen Zoologie, hat in seinen Vorlesungen, wie in seinem ganzen Wirken überhaupt, die Lehre von den Lebenserscheinungen in den Vordergrund gestellt. Zeugen davon sind nicht bloß sein vielbenutztes Nachschlagewerk »Deutschlands Tierwelt«, sondern auch seine »Zoologischen Briefe« und sein »Lehrbuch der Zoologie«, in welchen er, namentlich auf den Gebieten der Vererbungslehre und Hygiene, vorausahnend und vorausgreifend manche modern klingende Gedanken niedergelegt hat. So hat er seinen Schülern viele Anregungen gegeben und noch heute ist um ihn als einen zielbewußten Vertreter der Naturheilkunde eine Gemeinde von treuen Anhängern geschart.

Nach JÄGERS Rücktritt im Jahre 1884 folgte auf dem Lehrstuhl KLUNZINGER, der soeben seine wertvollen Werke über die Korallentiere und die Fische des roten Meeres vollendet hatte. KLUNZINGER übernahm zu den drei zoologischen Lehraufträgen, von denen der Hohenheimer auf die Hälfte reduziert wurde, noch den Unterricht in Hygiene und Bakteriologie, ersteren für die Bedürfnisse der Techniker und Lehramtskandidaten, letzteren für die Pharmazeuten. Mit ganz besonderem Interesse nahm sich KLUNZINGER der Lehramtskandidaten an, für welche erstmals zoologische Übungen eingerichtet wurden, und mit großer Hingebung widmete er sich dem Ausbau der beiden Sammlungen in Stuttgart und Hohenheim in vergleichend-anatomischer und biologischer Richtung, soweit es die äußerst beschränkten Räumlichkeiten und Geldmittel erlaubten. Ein kleiner Führer durch die Sammlung der Technischen Hochschule,

welchen KLUNZINGER herausgab¹, war hauptsächlich dazu bestimmt, den Lehrern der Mittelschulen eine Anleitung für die Einrichtung zoologischer Schulsammlungen zu geben.

So traf ich, als ich im Herbst 1900 hierher kam, den Boden wohl vorbereitet an und konnte mich, in der Erhaltung und Erweiterung der Sammlungen von meinem verehrten Vorgänger KLUNZINGER andauernd unterstützt, dem weiteren Ausbau der komplizierten Lehrtätigkeit widmen. Von der Verpflichtung, Bakteriologie zu lesen, gelang es schon damals loszukommen und bezüglich des Unterrichts in Hygiene brachten zwei Privatdozenten, die beiden Ärzte Dr. GASTPAR und Dr. BAUR, willkommene und erfolgreiche Unterstützung. Dagegen trat eine wesentliche Erweiterung der zoologischen Lehrtätigkeit ein. Vor allem ergab es sich als notwendig, für die Tierärzte eine gesonderte Vorlesung in der tierärztlichen Hochschule einzurichten, da die weite Entfernung der Anstalten und die divergierenden Interessen einerseits der Lehramtskandidaten, andererseits der Tierärzte zu manchen Unzuträglichkeiten geführt hatten. So waren denn von nun an an drei getrennten Hochschulen drei gesonderte Lehraufträge für Zoologie zu versehen und drei Sammlungen zu verwalten. In der tierärztlichen Hochschule werden demgemäß in drei Wochenstunden Vorlesungen, beziehungsweise vergleichend-anatomische Übungen abgehalten, in Hohenheim wird im Winter Abstammungs- und Vererbungslehre, im Sommer über landwirtschaftlich nützliche und schädliche Tiere gelesen, hier, im Hauptamt an der Technischen Hochschule, wird versucht, in einem zweijährigen Kurs von Vorlesungen und Übungen den speziellen Bedürfnissen der Lehramtskandidaten entgegenzukommen und gleichzeitig in einer Anzahl allgemein verständlicher Vorlesungen über Abstammungslehre, Tierpsychologie, Ornithologie usw. mit den technischen Studierenden und mit Hospitanten aus verschiedenen Berufskreisen in Föhlung zu bleiben. Der in den letzten Jahren steigende Zudrang von Lehramtskandidaten, Lehrern und Lehrerinnen zu den naturwissenschaftlichen Fächern, eine Erscheinung, in welcher sich erfreulicherweise ein stetiges Vordringen des naturwissenschaftlichen Interesses unter den Gebildeten überhaupt zu erkennen gibt, haben es mit sich gebracht, daß einige Studierende aus Stuttgart und seiner nächsten Umgebung aus ökonomischen Gründen länger, als dies früher der Fall zu sein pflegte, hier in Stuttgart weiterstudieren und so wurde mir in den letzten Jahren als Entschädigung für manche Unbequem-

¹ C. B. KLUNZINGER, Die zoologische Sammlung der Technischen Hochschule in Stuttgart usw. Stuttg. 1903.

lichkeiten meines Lehramtes wiederholt die große Freude zu teil, einige tüchtige Schüler zu selbständigen wissenschaftlichen Arbeiten anleiten zu dürfen.

Nur wenige Worte noch über unsere Räumlichkeiten. Es stehen uns abgesehen von dem Hörsaal, der gleichzeitig für geologische und zoologische Vorlesungen bestimmt ist, zwei Räume mit je einem Fenster zur Verfügung, welche zusammen als Arbeits-, Übungs-, Sammlungs- und Aquariumräume dienen. Bei meiner Hierherkunft fand ich in dem einen Raum das Banner der Studentenschaft, ein ansehnliches Depot von Zeichenbrettern und die Lagerstätte des Nachtwächters vor, welche sich hier eingenistet hatten. Auch jetzt noch, nachdem diese Eindringlinge längst entfernt sind, sind wir wenigstens moralisch verpflichtet, Luft und Licht mit dem Hausmeisteramt zu teilen. An den beiden Fenstern haben wir in den letzten Jahren zu sieben oder acht gearbeitet, meist in zwei Staffeln, die vorderen mikroskopierend, die hintern mit dem Mikrotom oder mit Literatur beschäftigt, und an zwei im Innern der Räume gelegenen Tischen finden die Übungen mit durchschnittlich 15—20 Teilnehmern statt. Über meinen eigenen Arbeitsplatz habe ich selber nur während zweier Stunden im Tag verfügen können und der neue Privatdozent für Zoologie, Herr Dr. HILZHEIMER, hat sich im Naturalienkabinet etablieren müssen.

Indessen das Schlimmste scheint auch hier überwunden zu sein. Zu Anfang dieses Sommersemesters erhielten wir dank dem großen Entgegenkommen des Herrn Kollegen SAUER in einem Nebenraum zwei weitere Fenster und fern am Horizonte taucht in immer deutlicheren Umrissen und Farben das Bild eines naturwissenschaftlichen Instituts auf. Da Botanik und Geologie sich in gleichen, zum Teil in noch schlimmeren Nöten befinden und da hinter uns, eng zusammengedrängt, die Techniker schon bereit stehen, die von uns verlassenen Räume sofort zu okkupieren, so sind genug starke Impulse zu einer Weiterentwicklung der Dinge vorhanden, und so wird vielleicht in einer nicht allzufernen Zukunft die Zoologie auch in Stuttgart eine eigene, bequemere, wenn auch bescheidene Heimstätte erhalten.

Der Herr Vorsitzende spricht allen Herrn Rednern den Dank der Versammlung für die überaus freundlichen Worte der Begrüßung aus. Darauf folgt

der Geschäftsbericht des Schriftführers.

Vom 21. bis 23. Mai 1907 wurde unter Leitung des Vorsitzenden Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. HERTWIG, sowie unter Beteiligung von

38 Mitgliedern und 41 Gästen die 17. Jahresversammlung in Rostock und Lübeck abgehalten und zwar so, daß die ersten fünf Sitzungen in Rostock stattfanden, die sechste in Lübeck nach eingehender Besichtigung des dortigen Naturhistorischen Museums gehalten wurde. Der Bericht über die Verhandlungen (im Umfang von 154 Seiten mit 47 Textfiguren) konnte auch diesmal wie im vorhergehenden Jahre bereits Anfang August ausgegeben werden. In diesem Jahre findet die Versammlung 14 Tage bis 3 Wochen später statt, soll also eine Ausgabe der Verhandlungen noch vor den großen Ferien erfolgen, wie es gewiß erwünscht und jedenfalls von mir erstrebt wird, so ist die rechtzeitige Einlieferung der Manuskripte dringend erforderlich. Nach den Bestimmungen der Statuten soll sie während oder doch spätestens 14 Tage nach Schluß der Versammlung erfolgen. Manuskripte, die später eingeliefert werden, brauchen nach § 4 der Publikationsordnung nicht mehr berücksichtigt zu werden. Wie in jedem Jahr, so darf ich auch diesmal die Bitte um möglichst baldige Einlieferung der Manuskripte und Rücksendung der Korrekturen aussprechen. Die letzteren müßten spätestens vor Beginn der Sommerferien erledigt sein, denn wenn sie erst in diese hineinreichen, ist vor deren Ablauf die Ausgabe der Verhandlungen so gut wie ausgeschlossen.

Bei Ausgabe der Verhandlungen zählte die Gesellschaft 275 Mitglieder gegen 260 im vergangenen Jahr. In diesem Jahr hat die Gesellschaft nicht weniger als 7 Mitglieder durch den Tod und 5 infolge Austritts verloren. 12 neue Mitglieder sind hinzugekommen, so daß die Mitgliederzahl jetzt wieder 275 beträgt.

Durch den Tod verlor die Gesellschaft die Mitglieder Prof. R. BLASIUS (Braunschweig), Prof. R. BURCKHARDT (Rovigno), Dr. M. MEISSNER (Berlin), Prof. K. MÖBIUS (Berlin), Prof. J. PALACKY (Prag), Prof. O. SEELIGER (Rostock), sowie unser einziges Ehrenmitglied Prof. F. LEYDIG (Würzburg).

Am 21. September 1907 starb in Braunschweig Prof. RUDOLF BLASIUS. Geboren daselbst am 25. November 1842 als Sohn des Professors der Naturgeschichte und Museumsdirektors HEINRICH BLASIUS erhielt er in der Vaterstadt seine Ausbildung und empfing bereits früh diejenigen Eindrücke, welche die Richtung seines Studiums, wie seines ganzen Lebens bestimmten. Zwar widmete er sich dem Studium der Medizin und blieb dieser treu, aber auch die in der Jugend aufgenommene Vorliebe für die Vogelwelt verließ ihn nicht und beschäftigte ihn dauernd in der ihm von seinem Amt freigelassenen Zeit, wie auf seinen Reisen. Nachdem RUDOLF BLASIUS im Jahre 1866 zum Dr. medicinae promoviert worden war, wurde

er Assistenzarzt bei den damals in Bayern stehenden Braunschweigischen Truppen und war nachher als Stabsarzt auch am französischen Feldzug beteiligt. Bis 1874 blieb er im Elsaß, um sich dann in seiner Vaterstadt als praktischer Arzt niederzulassen und später das Lehramt für Hygiene an der technischen Hochschule zu übernehmen. Vom zoologischen Standpunkt interessiert besonders seine Tätigkeit auf dem Gebiet der Ornithologie, die er in jeder Hinsicht und seit dem Jahr 1900 auch als Präsident der deutschen Ornithologischen Gesellschaft förderte. Auf Reisen in und außerhalb Deutschlands studierte er mit bestem Erfolg die europäische Vogelwelt, wie aus seinen zahlreichen Veröffentlichungen hervorgeht.

Prof. RUDOLF BURCKHARDT, zuletzt Leiter der zoologischen Station in Rovigno starb daselbst am 14. Januar 1908. Geboren am 30. März 1866 in Basel als Sohn des Rektors FRITZ BURCKHARDT machte er hier seine Schulzeit durch, so wie einen Teil seines Studiums. Es war gewiß RUTIMEYERS Einfluß, der ihn bei seinen naturwissenschaftlichen Studien für die Zoologie sich entscheiden ließ. Unter LEUCKART setzte er in Leipzig diese Studien fort; dann ging er nach Berlin zu OSKAR HERTWIG und wurde im Jahre 1889 dessen Assistent am anatomisch-biologischen Institut. Nach Basel zurückgekehrt, übernahm er die Assistentenstelle am zoologischen Institut, habilitierte sich im Jahre 1893 als Privatdozent für Zoologie und wurde bereits im nächsten Jahre zum außerordentlichen Professor ernannt. Im Frühjahr 1907 ging er als Leiter der Zoologischen Station nach Rovigno. Obwohl er sich von dieser Stellung sehr befriedigt fühlte und voller neuer Pläne war, wie mir aus seinen eigenen, kurz vor seinem Tode erhaltenen Mitteilungen bekannt ist, riß ihn ein dunkles Verhängnis nur zu bald aus dieser neuen Tätigkeit hinweg. Seinen Schülern war RUDOLF BURCKHARDT ein ungemein anregender Lehrer, im Laboratorium sowohl, wie durch die geistvolle Art seines Vortrags in den Kollegien. Von seinen Arbeiten lesen wir mit Genuß diejenigen, welche sich mit einzelnen Kapiteln aus der Geschichte unserer Wissenschaft oder mit dieser im Ganzen beschäftigen; seine speziellen Untersuchungen und besonders diejenigen zur Morphologie des Nervensystems der Wirbeltiere erfreuen sich einer hohen Wertschätzung.

Zu den Mitgliedern, welche die D. Zool. Gesellschaft im Laufe des Jahres verlor, gehört auch J. PALACKY, Professor der Geographie in Prag. Im Jahre 1830 als Sohn des Historiographen des Königreichs Böhmen, FR. PALACKY, in Prag geboren, wurde er daselbst

erzogen und studierte zuerst an der Prager philosophischen und juristischen Fakultät, später in Paris. 1850 wurde er zum Dr. der Philosophie, 1854 zum Dr. der Jurisprudenz promoviert, übte auch eine Zeitlang die Advokatur aus, habilitierte sich aber schon 1856 an der Prager Universität für Geographie; 1859 arbeitete er in Berlin unter KARL RITTER. Fast aller Kultursprachen in Wort und Schrift mächtig unternahm PALACKY zahlreiche und ausgedehnte Reisen. Infolge seiner Tätigkeit als Politiker gab er im Jahre 1864 sein Lehramt auf, kehrte aber 1879 wieder an die Universität zurück. 1885 wurde er zum außerordentlichen Professor der Geographie und Direktor des geographischen Seminars an der Böhmischesn Universität ernannt. Jetzt widmete er sich besonders der Erforschung von Dalmatien, Bosnien und Griechenland, auch speziell in zoogeographischer Hinsicht. Die Tätigkeit des äußerst vielseitigen Gelehrten erstreckte sich jedoch auch nach mancher anderen Richtung und fand in zahlreichen Abhandlungen tier- und pflanzengeographischen, sowie national-ökonomischen und politischen Inhalts ihren Ausdruck. An den Versammlungen unserer Gesellschaft hat sich der Verstorbene, Anregung suchend und spendend, mehrfach mit Interesse beteiligt.

Am 27. Januar 1908 starb in Berlin Dr. MAXIMILIAN MEISSNER, Kustos und Bibliothekar am Zoologischen Museum. In Berlin am 7. September 1861 geboren, verlebte er dort seine Jugend, studierte in Freiburg und Berlin, wo er besonders unter F. E. SCHULZE arbeitete und im Jahre 1888 zum Dr. phil. promoviert wurde. Im folgenden Jahr erhielt er für seine ungedruckt gebliebene Arbeit über den Bau der Vogellungen den Preis der Stadt Berlin. 1890 wurde MEISSNER Hilfsarbeiter und 1892 Assistent am Zoolog. Museum in Berlin, an welchem er im Jahre 1900 zum Kustos ernannt wurde, an dem er die Abteilung der Echinodermen zu verwalten hatte. Die Systematik dieser Tiergruppe, sowie der Bryzoen, bildete sein hauptsächlichstes Arbeitsgebiet.

Ebenfalls in Berlin verschied am 26. April d. J. KARL MÖBIUS. Am 7. Februar 1825 in Eilenburg geboren verlebte er dort seine Jugend in einfachen und fast kärglichen Verhältnissen, die sich auch zunächst um nicht viel besserten, als er, im Lehrerseminar vorgebildet, im Jahre 1844 die Anstellung als Volksschullehrer in Seesen erlangte. Diese behielt er bis 1849 inne, in welchem Jahr es ihm gelang, sein Streben nach einer weiteren wissenschaftlichen Ausbildung zu verwirklichen und sich in Berlin als Student der Naturwissenschaften immatrikulieren zu lassen. Männer wie JOHANNES MÜLLER, EHREN-

BERG, MITSCHERLICH, BEYRICH und LICHTENSTEIN waren seine Lehrer und bei letzterem wurde er gegen Ende seines Studiums Assistent; LICHTENSTEIN empfahl ihn auch 1853 als Lehrer der Naturwissenschaften an das Johanneum in Hamburg; im selben Jahre wurde MÖBIUS in Halle zum Dr. phil. promoviert. Jetzt begann seine wissenschaftliche Tätigkeit, die durch seinen Eintritt in das Direktorium des Hamburger Museums, sowie dadurch gefördert wurde, daß er im Jahre 1859 ADOLPH MEYER, den Inhaber der bekannten Elfenbeinfabrik, kennen lernte, mit dem und auf dessen Yacht er regelmäßige Fahrten zum Studium der Tierwelt der Ostsee unternahm. Die aus dieser Zeit stammenden Untersuchungen über die Perlen und die Fauna der Kieler Bucht sind allgemein bekannt. 1868 wurde MÖBIUS als Professor der Zoologie nach Kiel berufen, wo er sich nicht nur mit Eifer der Lehrtätigkeit widmete, sondern auch nach praktischer Richtung hinsichtlich der Förderung der Fischerei und besonders der Austernzucht tätig war. Aus dieser Zeit ist die Fahrt der Pommerania zum Studium der Ostseetiere, sowie MÖBIUS Beteiligung als Zoologe an der deutschen Expedition nach Mauritius zum Studium des Venusdurchgangs zu erwähnen. Nicht zu vergessen ist aus der Kieler Periode die Neueinrichtung des Instituts und die Schaffung eines zwar nicht großen, aber für die damalige Zeit muster-giltigen Zoologischen Museums. Die so ausgezeichnet gelungene Lösung dieser Aufgabe ließ MÖBIUS als besonders geeignet erscheinen, die Vollendung und Einrichtung des im Bau begriffenen Berliner Zoologischen Museums zu übernehmen. Dies geschah im Jahre 1887 und wie er dort wirkte, ist uns allen bekannt. Bis in sein hohes Alter war er mit fast ungeschwächter Kraft tätig und erst Ende des Jahres 1905, also etwa 2 Jahre vor seinem Tode, gab er die Leitung des Museums aus der Hand. Auf seine immer mehr auf das allgemeine gerichtete Tätigkeit, auf seine ungemein zahlreichen und ganz verschiedenartigen Arbeiten, sowie auf seine weiteren Verdienste um die Zoologie, kann hier nicht eingegangen werden. Wir alle kannten ihn als einen für unsere Wissenschaft Begeisterten und bis an sein Ende mit nie rastendem Eifer Strebenden.

Wie die beiden vorher genannten Zoologen war auch OSWALD SEELIGER eine längere Reihe von Jahren in Berlin tätig. Er starb am 17. Mai d. J. in Leipzig im Alter von 50 Jahren. Am 14. Mai 1858 in Biala als Sohn des dortigen Bürgermeisters geboren erhielt er seine Erziehung in seiner Vaterstadt und in Bielitz. Sein Studium begann er 1878 in Leipzig, wo LEUCKART insofern einen entscheidenden Einfluß auf ihn gewann, als seine anfangs mehr nach

der Mathematik und Physik gerichtete Neigung sich ganz der Zoologie zuwandte. In Jena, wo er 1879 und 1880 seine Studien fortsetzte, fand er in ERNST HAECKEL, OSKAR und RICHARD HERTWIG abermals höchst anregende Lehrer und nicht minder gilt dies für Wien, wo SEELIGER mit Ende des Jahres 1880 im Institut von CLAUS arbeitete, sowie bei HATSCHEK und GROBBEN zoologische Vorlesungen hörte. Schon in seiner Dissertation betrat SEELIGER hier das Gebiet, dem er mit gewissen Unterbrechungen treu blieb; sie behandelte die Entwicklungsgeschichte der Ascidien (1882). Nach seiner Promotion unternahm SEELIGER eine längere Reise durch Südfrankreich, Spanien, Algier und Tunis besonders zum Studium der marinen Fauna. Zurückgekehrt ging er nach Bonn, wo er unter der Leitung R. HERTWIGS arbeitete (1884/5); im Jahre 1886 habilitierte er sich an der Universität Berlin. 1887/88 vertrat er CHUN in Königsberg in dessen Vorlesungen und der Leitung des Instituts, 1898 wurde er als Professor der Zoologie nach Rostock berufen. Obwohl sich bereits im Jahre 1906 die Vorboten seiner tödlichen Krankheit zeigten, gönnte er sich dennoch keine Ruhe und suchte seinem Amt voll gerecht zu werden. Aber schon im vergangenen Jahr war er dazu nicht mehr in der Lage und so fanden wir zu unserer großen Betrübniß seinen Platz leer, als wir im vergangenen Jahr unsere Versammlung in seinem Institut abhielten. In seiner Berliner Dozentenzeit, wie in Rostock, widmete sich SEELIGER mit großem Eifer seinen Vorlesungen und der Lehrtätigkeit im Laboratorium; daß es mit bestem Erfolg geschah beweist eine größere Reihe tüchtiger Arbeiten, die unter seiner Leitung entstanden. Seine eigenen Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf dem Gebiet der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Tunicaten, Bryozoen und Cölenteraten bewegen, sind ausgezeichnete Leistungen und sichern ihm einen bleibenden Namen in unserer Wissenschaft.

Zuletzt habe ich noch des Hinscheidens des einzigen Ehrenmitgliedes unserer Gesellschaft, FRANZ LEYDIGS, zu gedenken. Im hohen Alter von beinahe 87 Jahren starb er am 11. April 1908 in Rothenburg o. T., wo er die letzten Jahre seines Lebens fast ausschließlich zubrachte. In Rothenburg wurde LEYDIG am 21. Mai 1821 geboren und obwohl in ganz einfachen Verhältnissen aufwachsend, fehlte es ihm doch nicht an der Möglichkeit, seine schon damals erwachte Vorliebe für Naturbeobachtungen zu betätigen. Die Liebe zur Natur wies ihm den Weg für sein Studium, nämlich zu dem der Medizin, das er 1840 im nahen Würzburg begann. Hier wurde er 1846 Assistent am physiologischen Institut und habilitierte sich im Jahre 1849, worauf er am anatomischen Institut (unter KOELLIKER) Prosektor

wurde. 1855 rückte er in Würzburg zum außerordentlichen Professor auf und folgte 1857 einem Ruf als Professor der Zoologie nach Bonn. Von da ging er 1875 als Nachfolger von MAX SCHULTZE und Vertreter der Vgl. Anatomie nach Bonn. Diese Professur gab er im Jahre 1887 auf, um von da an nur seinen wissenschaftlichen Arbeiten zu leben. Als Wohnort wählte er Würzburg, brachte aber einen großen Teil des Jahres in Rothenburg zu, um sich zuletzt ganz dorthin zurückzuziehen.

Diejenigen, welche LEYDIGS Schüler waren und seine Vorlesungen gehört haben, wissen deren Anschaulichkeit und Klarheit nicht genug zu rühmen, nicht am wenigsten auch seine glänzende Gabe, das gesprochene Wort durch meisterhafte, während des Sprechens an die Tafel geworfene Zeichnungen zu erläutern. Seine Schüler hingen an ihm, nicht nur wegen jener beneidenswerten Begabung zum Unterricht und wegen seines ausgebreiteten, gern mitgeteilten Wissens, sondern auch wegen seiner rein menschlichen Eigenschaften, seiner großen Güte und Bescheidenheit. Hinsichtlich seiner Forschertätigkeit ragte LEYDIGS Gestalt aus früher, längst vergangener Zeit in die unsrige hinein, denn wir verehrten in ihm nicht nur einen der hervorragendsten Vertreter der vergleichenden Histologie, sondern auch einen derjenigen älteren Zoologen, denen es noch vergönnt war, sich auf den verschiedensten Gebieten unserer Wissenschaft als Forscher erfolgreich zu betätigen. Als die Deutsche Zoologische Gesellschaft im Jahre 1892 LEYDIG zu seinem 50. Doktorjubiläum eine Glückwunschartikel widmete, durfte sie diese seine ungewöhnlich große Vielseitigkeit als Forscher wie als Lehrer, seine rührende Liebe zur Natur, wie seine reichen Erfolge in deren Erforschung gebührend hervorheben. Seitdem ist mehr als ein Dezennium vergangen und auch da noch war es ihm trotz der Beschwerden des Alters vergönnt, seine Untersuchungen fortzusetzen und in mehreren Veröffentlichungen niederzulegen.

Sein Andenken wird uns stets teuer bleiben und wir werden seiner, wie der übrigen Verstorbenen immer in Verehrung gedenken.

Ich darf die Anwesenden bitten, sich zu Ehren der Verstorbenen von den Plätzen zu erheben.

Der Vorsitzende der Gesellschaft, Herr Professor HERTWIG, vertrat die Gesellschaft und überbrachte ihre Glückwünsche zur Einweihung des Senckenbergschen Museums in Frankfurt a/M. am 13. Oktober vorigen Jahres.

Zur Anteilnahme an der Bewegung für eine Förderung des naturwissenschaftlichen Unterrichts an den höheren Schulen entsandte

auch die D. Zool. Ges. zwei (auf der Rostocker Versammlung gewählte) Vertreter in den von der Naturforscherversammlung dafür begründeten Ausschuß und zwar die Herren K. KRAEPELIN (Hamburg) und R. HERTWIG (München). Da schon mehrfach im Vorstand über diese wichtige Frage und besonders über die Förderung des biologischen Unterrichts verhandelt, auch bereits in der Versammlung selbst, so besonders im vergangenen Jahre durch Herr KRAEPELIN eingehendere Mitteilungen gemacht wurden, so liegt es nahe, auch in diesem Bericht, einem von Herrn KRAEPELIN geäußerten Wunsche entsprechend, auf die Tätigkeit jenes Ausschusses kurz einzugehen. Seine erste Tagung hielt dieser Anfangs Januar d. J. in Köln, wo sich die Vertreter der namhaftesten mathematischen, naturwissenschaftlichen, aber auch technischen und medizinischen Gesellschaften eingefunden hatten. Es wurde beschlossen, eine Abordnung an den preußischen Kultusminister zu entsenden, um nochmals wegen der Wichtigkeit der ganzen Frage vorstellig zu werden und ein weiteres Vorgehen zu veranlassen. Die Abordnung ist im Februar vom Herrn Kultusminister empfangen worden. Die Bemühungen der Unterrichtskommission der Naturforscherversammlung und des nunmehrigen »Deutschen Ausschusses zur Förderung des mathematischen und des naturwissenschaftlichen Unterrichts« haben bereits recht erfreuliche Erfolge gehabt. Im preußischen Abgeordneten- und Herrenhaus fanden Interpellationen wegen Einführung des biologischen Unterrichts in den oberen Klassen statt. Der preußische Kultusminister erließ eine dahingehende Verfügung, durch welche der Unterricht in den biologischen Disziplinen auch für die höheren Klassen vorgesehen wird, soweit zur Zeit die geeigneten Lehrer vorhanden sind; in den übrigen Bundesstaaten sind ebenfalls mancherlei Erfolge nach dieser Richtung zu verzeichnen. Es ist aber unbedingt notwendig, die Bemühungen weiter fortzusetzen, wenn das bisher Erreichte gewahrt und eine gründliche Reform des naturwissenschaftlichen Unterrichts im Sinne der Vorschläge der Unterrichtskommission der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte durchgeführt werden soll. Der genannte Ausschuß und die dafür eingesetzte Preßkommission sind daher bemüht, die Bewegung fortwährend im Gang zu halten. Neben der Förderung des naturwissenschaftlichen Unterrichts selbst gilt es, zugleich auf die dafür nötige Ausbildung der Lehrer einzuwirken; auch diese wichtige Frage behält der Ausschuß im Auge und wird demnächst mit besonderen Vorschlägen hierüber hervortreten. Es darf noch hinzugefügt werden, daß die Bewegung auch bereits auf Österreich übergegriffen hat, wie aus den gedruckt vorliegenden Beratungen der vereinigten Wiener Biologen zu ersehen ist.

Am 2. Januar d. J. erfolgte in München auf die vorgeschriebene Weise die Feststellung des Ergebnisses der Neuwahl des Vorstands, bei welcher Herr Prof. L. VON GRAFF (Graz) zum Vorsitzenden, die Herren Prof. R. HERTWIG (München), CHUN (Leipzig), A. BRAUER (Berlin) zu dessen Stellvertretern und Prof. KORSCHOLT (Marburg) zum Schriftführer gewählt wurden.

Es ist jetzt noch der Rechenschaftsbericht zu erstatten. Er schließt ab

| | |
|--------------|------------------|
| Einnahmen | 2803.90 M. |
| Ausgaben | 1894.65 » |
| Kassenvorrat | <u>909.25 M.</u> |

Hierzu kommen

| | |
|-------------------------------------|--------------------|
| Ausstehende Mitgliederbeiträge | 550 M. |
| In deutscher Reichsanleihe angelegt | 11600 » |
| Im Ganzen | <u>13059.25 M.</u> |

Gemäß der Bestimmung der Statuten darf ich ersuchen, zwei Revisoren zu wählen und mir nach Prüfung des Rechenschaftsberichts Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden gewählt die Herren ZSCHOKKE (Basel) und ESCHERICH (Tharandt).

In Anknüpfung an den Bericht des Schriftführers und auf dessen besonderen Wunsch nimmt der Herr Vorsitzende noch Gelegenheit, auf die beträchtliche Summe der ausstehenden Mitgliederbeiträge hinzuweisen und die mit ihren Beiträgen im Rückstand befindlichen Mitglieder zu ersuchen, diesen Verpflichtungen gegen die Gesellschaft recht bald nachzukommen.

Hierauf erhält das Wort Herr Prof. F. ZSCHOKKE (Basel) zu seinem Referat über:

Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit.

(Mit Tafel I u. II.)

Die Quartärzeit oder das Diluvium erhält den erdgeschichtlichen Charakter durch die gewaltige Ausdehnung der Gletscher. Noch heute tragen die Länder des Nordens und die Hochgebirge gemäßiger und südlicher Breite die bescheidenen Überreste der diluvialen Eisströme, so daß der Blick unwillkürlich immer wieder zurückfällt auf die geologisch jüngst verflossene Zeit tiefer Temperatur und starker Vergletscherung.

Neben Fragen der Geologie rückt aber immer wieder das biologische Problem in den Vordergrund, welchen Einfluß die Glazialzeit auf Tier- und Pflanzenwelt ausgeübt habe, und welche Erinnerungen

an die große Vereisung noch heute in Verteilung, Bau und Leben der Organismen fort dauern.

Der Biologe, der den letzten Akt der Tiergeschichte während und seit der Eiszeit aufzuhellen sucht, hat sich zunächst ein Bild zu entwerfen vom Schauplatz, auf dem das Leben sich damals abspielte und von den äußeren das Leben beeinflussenden Bedingungen.

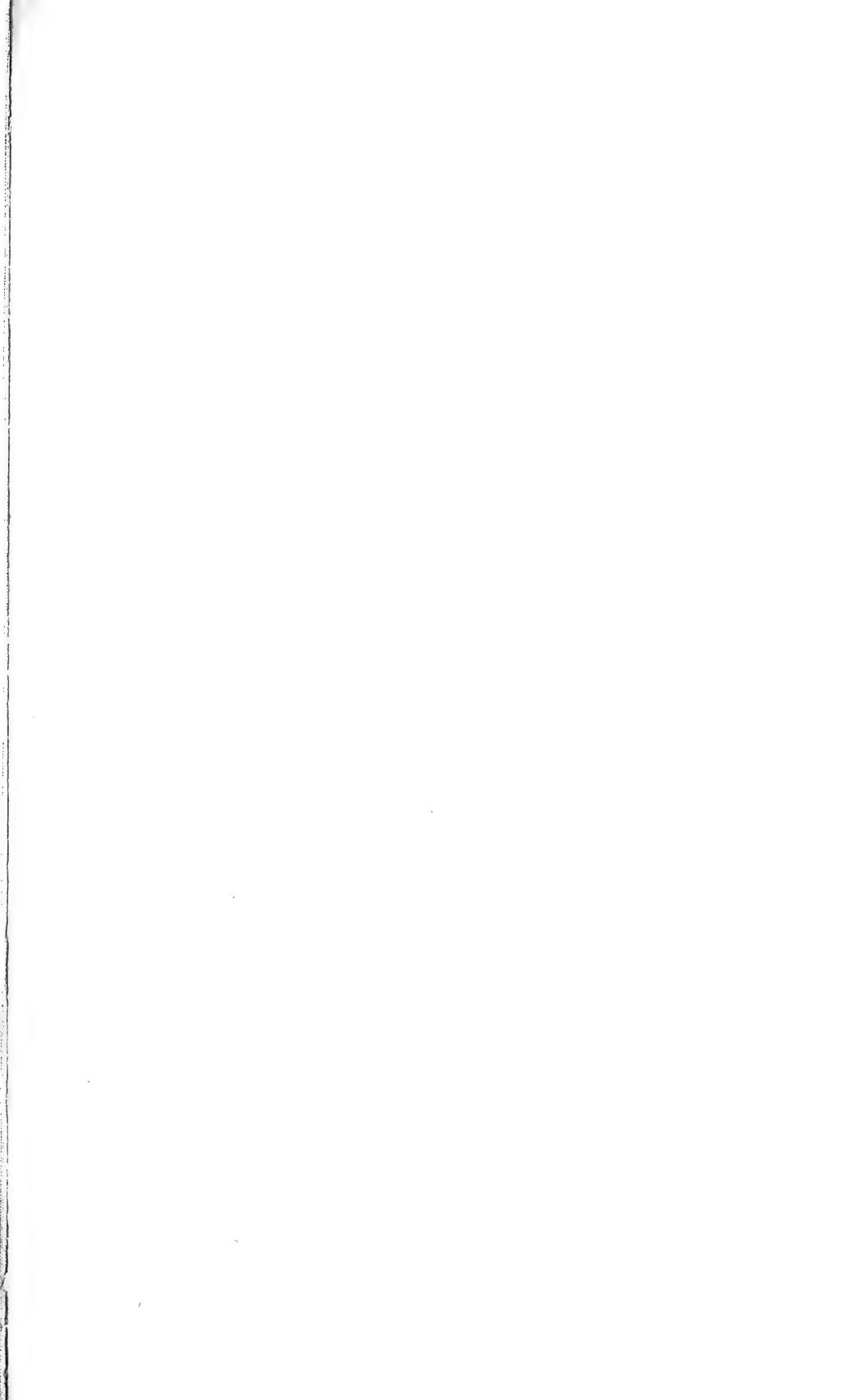
So mögen einige Andeutungen fallen über die maximale Ausdehnung und Mächtigkeit der Gletscher, über den Wechsel von Vorstoß und Rückzug der Eisströme, über die Dauer der Eisbedeckung und über das Klima, die Hydrographie und den Pflanzenteppich des eisfrei bleibenden Landstreifens in Mitteleuropa. In dieser Richtung vor allem liegen die biologisch wirksamen Faktoren der diluvialen Eiszeit.

Das von den Geologen gezeichnete Kartenbild zeigt Skandinavien und Finnland, RAMSAYS Fenoskandien, als ein Zentrum ungeheurer Vergletscherung, das Eisströme über das Gebiet der heutigen Ostsee bis tief in das Herz von Rußland und Deutschland sendet.

Zur Zeit ihrer weitesten Dehnung zog die Gletschergrenze von der Gegend der Rheinmündung ununterbrochen in zahlreichen sich folgenden Bogen durch Mitteldeutschland über Erfurt bis zum Nordabfall der Karpathen, sie stieß von Krakau bis zum 48° nach Süden vor, um dann nördlich bis gegen Kursk zurückzuweichen. Im Dongebiet schickte das Eisfeld eine zweite Zunge südwärts und bog dann endlich in nordnordöstlicher Richtung nach dem Ural und dem karischen Meer ab.

Großbritannien mit den nördlich vorgelagerten Inseln trug eine selbständige Eisdecke. Aus diesem Inlandeis ragten, wie heute Grönlands Nunatakr, die Berggipfel von Derbyshire, und auch die Yorkshiremoore bildeten eine eisfreie Oase. Im Themsetal brachen die Gletscher ab. Die Nordsee, soweit sie damals zwischen den weit vorgeschobenen Küsten von England, Norwegen, Dänemark und Deutschland bestand, erfüllten Massen von Packeis. Sie streiften nordwestlich die stark vergletscherten Zentren der Farör und von Island.

Neben den Eismassen Nordeuropas tritt das Glazialgebiet der Alpen an Umfang stark zurück. Bedeutungsvoll aber wird es biologisch für das Schicksal der Lebewelt. Das rechtfertigt seine nähere Schilderung. Von den Gebirgskämmen stiegen auch hier die Gletscher weit in das Flachland hinab. Sie traten im Norden des großen Bergsystems zu einer einheitlichen, durch Mächtigkeit und Dehnung ausgezeichneten Eisdecke, der »Vorlandvergletscherung« zusammen. Südlich entfalteten sich die Eismassen nur zu geringerer Stärke; auch blieben sie in den Ostalpen weiter zurück als im Westen, wo







Maximale Vergletscherung Nord- und Mitteleuropas. Hell das eisbedeckte Gebiet, dunkel freie Wasserflächen, hellgrau eisfreies Festland. (Nach Geinitz »Die Eiszeit«.)



Die maximale Vergletscherung der Alpen. Dunkel das eisbedeckte Gebiet. Nach Gemnitz »Die Eiszeit«.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

beträchtlichere Höhenlage der Gletscherzentren und vielleicht bedeutenderer Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Firnentwicklung förderte.

Aus den Walliser Bergen brach der Rhonegletscher hervor. Er überflutete den größten Teil des westschweizerischen Hügellandes, staute seine Eismassen an den Ketten des Juras hoch auf, und erhielt Zufluß durch die Gletscher der Aare, Reuß und Limmat, so daß sein mächtiges Eismeer die Schweiz weithin bedeckte. Seine Wellen schlugen westlich über den Jurazug bis Besançon und nördlich bis Basel. Dort strömten ihnen die Gletscher von Schwarzwald und Vogesen entgegen. Nur wenige Hochgipfel der Alpen und einzelne Kämme des Juras entragten dem Inlandeis, als Zufluchtsinseln vielleicht für die Trümmer der präglazialen Flora und Fauna. Die Schneegrenze verlief etwa 1200 m tiefer als heute. Über der Gegend von Luzern und Zug türmte sich der Eisstrom in einer Dicke von 1000 m, bei Basel besaß der Gletscher eine Mächtigkeit von 360 m. Das gesamte Areal der helvetischen Eisfläche wird auf 82000 qkm geschätzt.

Durch den Jura abgelenkt und verstärkt durch die Eismassen des Aaretals schob sich ein Arm des Rhonegletschers westwärts bis über Lyon hinaus gegen das französische Zentralmassiv. Er erhielt Zufluß aus den Thälern der Isère.

Weit über den Bodensee, über Biberach und Sigmaringen hinaus, ergoß der Rheingletscher als selbständiger Strom seine Eismassen in das flache Vorland. Altmoränen auf der rauhen Alb mit 740 m Meereshöhe des Scheitelpunkts zeugen von seiner maximalen Ausdehnung. Damals mag der Gletscher 7000 qkm überdeckt haben.

Im Osten traten die nordwärts aus den Alpentälern hervorbrechenden Eisströme wenigstens teilweise zu einer ununterbrochenen Vorlandvergletscherung zusammen. Der Iller-Lechgletscher schob sich über die Gegend von Kaufbeuren vor, der Isargletscher machte wenig nördlich von München Halt. Er erfüllte den weiten Raum zwischen den Alpen und dem tertiären Hügelland im Norden der Donauhochebene. Der Gletscher des Inntales hinterließ seine Spuren noch 65 km nördlich vom Alpenfuß; der Salzachgletscher überschritt den Gebirgssaum um 28 km.

Noch weiter ostwärts blieben die Eisflüsse kürzer und selbständiger. Als Grenzen ihrer maximalen Erstreckung mag etwa die Gegend von Kremsmünster und Graz gelten.

Ähnlich lagen die Eisverhältnisse im Süden der Alpenmauer. Der Durancegletscher verließ das Hochgebirge nicht, und die Gletscherströme der Poebene flossen zu keinem allgemeinen Vorlandeis zusammen. Sie bauten die getrennten Moränen auf, die heute die oberitalienischen Seen südwärts umsäumen.

Das Bild der mitteleuropäischen Vereisung ergänzt sich durch einige kleine, aber nicht ganz unwesentliche Züge, wenn wir den Schwarzwald und die Vogesen mit Gletschern bedecken und die Eisströme bis auf 200 und 300 m Meereshöhe hinabfließen lassen. Dreimal sollen nach den Befunden der Geologen diese Mittelgebirgsgletscher vorgestoßen sein. Sie häuften die Moränenwälle auf, welche die Seen der Schwarzwald- und Vogesentäler abdämmen.

Hardt, Odenwald, Spessart, Taunus, Erzgebirge trugen Eis. Der Brocken besaß seinen kleinen Gletscher; in den drei Schneegruben des Riesengebirges entsprangen selbständige Firnströme, die zur Zeit maximaler Ausdehnung einem einheitlichen Gletscher den Ursprung gaben. Gletscherspuren zeigt Frankreich an einigen Stellen der auf dem Zentralplateau sich erhebenden Mittelgebirge, Italien am Apennin, Korsika am Monte rotondo.

In den Karpathen verdanken zahlreiche kleine Seen der Gletschertätigkeit ihren Ursprung. Stark vereist waren die transsylvanischen Alpen, der Kaukasus und die Pyrenäen, und auch über die Hänge der Sierren Portugals und Spaniens glitten kleinere Gletscher.

Nirgends aber entwickelten sich die Eismassen gigantischer, als in Nordamerika. Sie begruben eine Fläche von 15—20 000 000 qkm und reichten südlich bis zum Breitengrad von Neapel.

Ungeheure Blockwälle, weithin sichtbare Schrammen und Kritze im Fels, riesige Glazialseen, alles in amerikanischen Dimensionen, sind heute noch beredete Zeugen ihrer Arbeit.

Auch in anderen Erdteilen stößt der Geologe auf die deutlichen Spuren diluvialer Eisbedeckung. Das quartäre Gletscherphänomen umspannte den ganzen Erdball.

Gelingt es so verhältnismäßig leicht, die räumliche Erstreckung der Glazialerscheinung durch scharf gezogene Linien zu umschreiben, so fällt es um so schwerer, für die zeitliche Dauer der Vereisung einen zuverlässigen Maßstab zu finden.

An Berechnungen allerdings hat es nicht gefehlt, doch weit differieren die Resultate der einzelnen Rechner.

MÜHLBERG, ein erfahrener Kenner der Eiszeit in der Schweiz, schätzt die Dauer der ganzen Gletscherzeit auf mindestens $2\frac{1}{2}$ Millionen Jahre; davon sollen auf die letzte Phase, die Würmvergletscherung, etwa 300 000 fallen. Vor 30 000 Jahren ungefähr hätten die Gletscher begonnen, sich von den äußersten Wallmoränen auf der schweizerischen Hochebene zurückzuziehen. Auf diesem Rückmarsch, den Stillstand und Vorstoß oft unterbrach, wäre, nach HEIM, vor 16 000 Jahren die Moräne aufgeschüttet worden, die als mächtiger Damm unter dem Spiegel des Vierwaldstättersees quer durch das Gersauerbecken zieht.

Wie ganz anders lauten die Zahlen zu denen DEECKE gelangt. Er berechnet, daß das Eis in nur 300 Jahren von Südschweden aus Pommern und Mecklenburg erreicht haben könne.

HILDEBRANDT endlich schätzt die Zeit der Vereisung auf 530000 Jahre, von dieser Zahl würden auf die maximale Ausdehnung der letzten Vergletscherungsperiode 25000 Jahre kommen. Derselbe Autor teilt der postglazialen Zeit 30000 Jahre zu. TUTOWSKI läßt die Gletscher in 18500 Jahren vom 70. bis zum 50. Breitengrad vorrücken.

Die gewaltigen glazialen Geschiebeablagerungen, die tiefen auf Gletscherarbeit zurückzuführenden Erosionen lassen immerhin für die Dauer der Vergletscherung beträchtliche Zeitspannen annehmen. Sie mögen dem an große Zahlen gewöhnten Geologen relativ kurz erscheinen, dem Biologen aber genügen sie, um allmählich sich vollziehende Tierwanderung und langsam fortschreitende Tierumgestaltung in ihnen sich abspielen zu lassen.

Das Bild, das von der maximalen Vereisung Europas gezeichnet wurde, erlitt im Laufe der Glazialzeit selbst mannigfaltige Veränderungen. Vorstoß der Gletscher wechselte mit weitgehendem Rückzug hinauf gegen die Bergkämme, glaziale Epochen mit interglazialen Zeiten.

Geologische Betrachtungen und Fossilfunde ließen PENCK, BRÜCKNER und GUTZWILLER zu der bekannten Annahme von vier Perioden starker Ausdehnung der Gletscher im Bereiche der Alpen kommen (Günz-, Mindel-, Riß- und Würmvergletscherung). Zwischen diese Zeiten des Anschwellens der Eismassen schieben sich trennend drei Interglazialstadien ein, in welchen die Gletscher weit gegen die Firnzentren im Gebirge zurückwichen. MÜHLBERG schließt auf fünf verschiedene alpine Glazialperioden von sehr verschiedener Ausdehnung, Mächtigkeit und Dauer, und GEIKIE berechnet vor allem aus den in Großbritannien sich bietenden Verhältnissen sogar sechs Epochen mächtigen Vorstoßes der Gletscherzüge.

Vor bloßen lokal und temporär begrenzten Schwankungen des Eises zeichnen sich die Interglazialzeiten durch Ausgiebigkeit des Schmelzprozesses, Länge der Dauer und daher auch durch Umfang der Erosions- und Ablagerungstätigkeit aus.

Es fehlt aber auch nicht an Geologen und Geographen, die dem großen Phänomen der quartären Vergletscherung einen mehr einheitlichen, geschlossenen Charakter geben möchten. Für GEINITZ, der sich besonders auf eine genaue Kenntnis des norddeutschen Pleistozäns stützt, handelte es sich um eine einzige räumlich und zeitlich weitgedehnte Eisbedeckung. Im Laufe dieser Zeit stießen die Gletscher lokal vor oder wichen zurück; ihre Zungen schlossen

sich zusammen oder trennten sich, Landstrecken verschwanden unter der Eisdecke oder wurden frei und so der Besiedlung durch Lebewesen zugänglich.

Wie über die Zahl und den Umfang der Interglazialzeiten, so weichen die Ansichten weit auseinander über ihren klimatischen Charakter und damit über ihre biologische Bedeutung.

Das periodische Rückfluten der Gletscher nach ihrer Quelle, das Emporrücken der Schneegrenze öffneten der Tier- und Pflanzenwelt jeweils weite, neue Wohngebiete. Die klimatischen Veränderungen riefen fremde Zuwanderer herbei.

So mußten die Interglazialzeiten Einfluß gewinnen für die Mischung und Verbreitung von Fauna und Flora. Wiederholt werden wir hinweisen auf die Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit interglazialer Einwanderung. Doch läßt der Mangel fossiler Tierreste die Wahrscheinlichkeit nur in seltenen Fällen zur Gewißheit sich erheben, und die meisten Annahmen, die gewissen Tierformen im Interglazial bestimmte Verbreitungsbezirke zuteilen, bleiben, wenigstens für nicht versteinierungsfähige Arten, bloße Hypothesen.

Das Glazialphänomen, wenn auch geologisch reich gegliedert, muß doch in seinen biologischen Folgen vor allem als ein einheitlich wirkendes Ereignis betrachtet werden. Es führte in seiner gesamten Wirkung zu einem ersten faunistischen und floristischen Hauptresultat, einer seltsamen Mischung der Organismen auf dem schmalen, eisfrei bleibenden Gürtel Mitteleuropas zwischen dem Eisrand des Nordens und den Stirnen der von den Hochalpen zu Tal gestiegenen Gletscher.

Einer der besten Kenner der alpinen Pflanzengeschichte, J. BRIQUET in Genf, betont stark die Einheitlichkeit der Eiszeit in ihren biologischen Folgen. Den Einfluß der Interglazialperioden auf die heutige Verbreitung der Flora in den Westalpen schätzt er als fast bedeutungslos ein.

Der Rhönegletscher, der zur Rißzeit sich in einem Strom von etwa 1200 m Höhe über den Jura wälzte und den gewaltigen Halbkreis Bourg-Lyon-Vienne mit Eis überschüttete, fegte die durch frühere Interglazialzeiten ins Land gerufene Pflanzenwelt weg. Nur am Saum des gewaltigen Gletscherrandes hielten sich die Alpenpflanzen. Ähnliches trug sich im Süden zu, wo die Eisströme der Dora riparia und Dora baltea ihre Endmoränen bis nach Rivoli und gegen Turin schoben.

Die letzte Interglazialzeit brachte allerdings eine Wiederbesiedlung der eisfrei werdenden Täler, doch schon die folgende Würmvergletscherung vernichtete von neuem die vordringenden Organismen.

Wieder sinkt die Schneegrenze auf die 1200 m Linie, die Eismengen fluten weit hinaus in das Land, ohne freilich den Maximalstand der Reißvergletscherung zu erreichen. Sie zwingen Fauna und Flora zur Flucht, oder bringen ihr Erstarrung und Untergang. So hob die letzte Eiszeit die Bedeutung auf, welche die Zwischengletscherperioden für die Florenverteilung in den Alpen hätten erlangen können. Die neuere alpine Pflanzengeschichte beginnt mit dem endgültigen Abschluß der großen Vergletscherung.

Was BRIQUET mit scharf treffenden Worten für die Flora im Hochgebirge durchführt, gilt auch für die Tierwelt der einst von Gletschern bedeckten Gebiete. Auch für die Faunengeschichte des Nordens und der Alpen bezeichnet das Ende der Eiszeit den wichtigsten Wendepunkt in neuerer Zeit. Interglaziale, lebende Relikte lassen sich innerhalb des Vereisungsgebiets der Würmgletscher kaum erwarten. Die Verdrängung der Tiere aus dem Eisbezirke mußte eine nahezu vollständige sein.

Als Refugien der Tier- und Pflanzenwelt während der Eiszeiten werden hohe Berggipfel, die inselartig das weite Gletschermeer überragten, und Schmelzwasseransammlungen mitten in der Eisfläche betrachtet. Man vergleicht die eisfreien Felsspitzen etwa den Nunatakr im grönländischen Inlandseis, oder den Schuttinseln der heutigen Alpengletscher, auf denen sich nicht selten eine bescheidene Flora und eine versteckt lebende Kleintierwelt ansiedelt.

BRIQUET verwirft für die Pflanzen der Alpen den Gedanken einer Persistenz auf einsamen, durch ungeheure Gletscherstrecken vom Stamm der Flora getrennten Standpunkten. Auch die Tiere dürften kaum in nennenswerter Zahl die Eiszeit in isolierten, kleinsten Beständen mitten in den Riesengletschern auf engbegrenzten, biologisch ungünstige Bedingungen bietenden Felsklippen überdauert haben. Es können die gigantischen Eisströme des Diluviums und ihre Lebensverhältnisse nicht ohne weiteres mit dem Maßstab der heutigen, zwerghaften Alpengletscherchen gemessen werden.

Größere Beachtung verdient wohl der Nachweis einer ärmlichen Tier- und Pflanzenvertretung auf den von Eis umflossenen Felskuppen Innergrönlands und der Hinweis VANHÖFFENS auf die bis zu 15° ansteigende Temperatur von Schmelzwassertümpeln im grönländischen Inlandseis. Ähnliches gilt für Eislachen in den Alpen. Für eigentliche Gletscherseen des Hochgebirgs, den Märjelensee am Aletschgletscher, Wasserbecken des südlichen Alpenhangs und des Gebiets von Orny, auf denen im Sommer Eisblöcke schwimmen und die Schollen sich kaum lösen, wiesen STINGELIN, MONTI und der Vortragende eine aus wenigen Gliedern bestehende Fauna nach.

Bekannt ist auch die Tatsache, daß ein Teil der aquatilen Organismenwelt den langen Alpenwinter als Dauerkeime oder aktiv lebend übersteht.

So darf die Vermutung nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden, gewisse Wassertiere wenigstens hätten umgeben vom Eis des Nordens und der Alpen die große Vergletscherung in spät sich öffnenden und früh sich schließenden Schmelzgewässern überlebt und später beim Rückzug des Eises im gletscherfrei werdenden Gebiet den Grundstock zu einer neuen Tierwelt geliefert. Große Bedeutung aber für die Gestaltung der postglazialen Fauna konnten diese kleinsten im Eiswasser lebenden Trümmer und Splitter nicht besitzen.

Auch dem Zoologen erscheint somit die Gletscherzeit biologisch als eine große Einheit. So interessant die Feststellung interglazialer Tiergesellschaften aus fossilen Überresten für die Erkennung der quartären Klimaschwankungen sein mag, für die Erklärung der heutigen zoogeographischen Verhältnisse des Hochgebirgs und des Nordens, des Areals besonders, das während der Würmzeit unter dem Eis lag, besitzen die Interglazialfaunen geringe Bedeutung.

Anders liegen die Verhältnisse für die eisfrei bleibende Zone. Sie konnte auch während der Zeit stärkster Vergletscherung gewissen Bestandteilen der Fauna Zuflucht bieten, neue Zuwanderer aufnehmen und die so entstehende gemischte Tierwelt auf spätere Zeiten überliefern.

Das eisfreie Mitteleuropa nahm den kleinsten Raum ein während der Ribvergletscherung, nach PENCK, BRÜCKNER und den Schweizer Geologen dem zweitletzten Akt des großen Schauspiels diluvialer Vereisung. Der vom Gletscher unbedeckte Landstreifen maß damals etwa 300 Kilometer in der Breite. Mit der maximalen Ausdehnung des Eises fällt die stärkste Zusammendrängung der Tier- und Pflanzenwelt auf das schmale, unvergletscherte Band zwischen den Gletscherstirnen des Nordens und des Südens zusammen. Die Ribzeit erst brachte so die vollkommenste Mischung verschiedener faunistischer Elemente.

In Gestaltung, Erscheinung und Klima stand die eisfreie Zone unter dem unmittelbaren Einfluß der gewaltigen, naheliegenden Gletschermassen. Die mittlere Jahrestemperatur soll, nach allgemeiner Annahme, etwa 4° C. unter der heutigen zurückgeblieben sein, und entsprechend tiefer lag auch die Schneegrenze.

Die Landschaft trug das Gepräge der nordischen Tundra, die NEHRING in so anschaulicher Weise schildert, mit ihrem Reichtum an Brüchen, Mooren und Wasserläufen und mit ihrem typischen

Pflanzenwuchs. Wie im nordöstlichen Rußland, jenseits des 66°, Nadelholzoasen unmittelbar neben der arktischen Tundraflora gedeihen, so trug auch der eisfreie Gürtel Zentraleuropas im Quartär Waldbestände untermischt mit Bezirken einer nordisch-alpinen Torfvegetation. Für die Westalpen zeigt BRIQUET, daß die Wälder dem Vormarsch und Rückzug der Gletscher schon damals folgten; zwischen ihnen und der Linie des nie schmelzenden Schnees lag wie heute eine Vertikaldistanz von 700—800 Metern. Zu ähnlichen Schlüssen gelangt PENCK bei der Abschätzung der Verhältnisse des Inn-, Enns- und Traun-Gletschers, und MÜHLBERG weist auf das gleichzeitige Vorkommen von Resten alpiner und arktischer Pflanzen (*Salix polaris*, *Dryas octopetala*, *Betula nana*), sowie von Nadelhölzern in den äußeren Wallmoränen hin.

Sogar die mächtige Reißvergletscherung vermochte die Baumbestände nördlich der Alpen nicht ganz zu vernichten. Tundren und Torfmoore allerdings bedeckten die weitesten Flächen; die eisigen Luftströmungen zwischen den Gletscherfronten und das winterliche Schneetreiben mögen den dezimierten Waldoasen und selbst dem Strauchwerk einen harten Stand bereitet haben.

So bot der nicht vergletscherte Landstreifen Zentraleuropas den vor den langsam anrückenden Eismassen zu Tal steigenden Organismen und den Flüchtlingen aus dem Norden eine unwirtliche Zufluchtsstätte. Mit den Ankömmlingen vom Berg und aus dem Polarkreis mischten sich die resistenten Überreste der präglazialen, mitteleuropäischen Fauna. Auf dem glazialen Tundrengebiet fristete auch der eiszeitliche Mensch sein Leben.

Den Tieren standen in jenem Refugium zwei bewohnbare Medien offen: das gleichmäßig tieftemperierte Schmelzwasser der Bäche, Eisseen und Moore, und die Luft, deren Temperatur im Jahreslauf wohl in viel weiteren Grenzen sich bewegte. Ihre Wärme mochte im kurzen Eiszeitsommer nicht unbeträchtlich steigen, im langen Winter aber sank sie sicher auf arktischen Stand. Die Temperaturverhältnisse verlangten also von den tierischen Bewohnern des eisfreien Gebiets Kälteliebe, oder die Fähigkeit, wenigstens vorübergehend tiefe Temperaturen zu ertragen. Sie waren geeignet das Gedeihen stenotherm an niedrige Wärmegrade angepaßter Tiere zu fördern und anpassungsfähige Geschöpfe stenotherm werden zu lassen. An höhere Temperaturen gebundene Organismen mußten untergehen, oder fliehen; eurytherme Lebewesen dagegen, die ausgiebige Temperaturschwankungen besonders im Sinne starker Wärmerniedrigung nicht scheuten, durften hoffen, auch die Eiszeit auf dem nicht vom Gletscher bedeckten Gebiet zu überdauern.

Einer Analyse der glazialen Mischfauna Europas und ihrer heutigen Trümmer nach ihrem Ursprung stellen sich die größten Schwierigkeiten entgegen. Die Lücken tiergeographischer Daten, die Abwesenheit fossiler Dokumente, ungenügende Kenntnis der Lebensweise lassen gar oft den Versuch aussichtslos erscheinen zu bestimmen, ob ein Bestandteil dieser glazialen Fauna ursprünglich dem Norden oder dem Gebirge angehörte, oder ob er schon präglazial im Tiefland der zentralen Teile Europas lebte.

So anziehend immer wieder die Aufgabe erscheint, den durch die Gletscherzeit bedingten Tierwanderungen nachzuspüren, ebenso schwierig erweist sich in den meisten Fällen das Unterfangen; und bei der Gewinnung von Resultaten hat Vorsicht und Zurückhaltung das erste Wort zu führen.

Auch über den engeren Zusammenhang der präglazialen Tierwelt des jungen Tertiärs und des alten Quartärs mit der Fauna der Eiszeit und der postglazialen Periode bleibt manches Dunkel bestehen.

Auf die Oligozänzeit mit ihrem subtropischen Klima folgte das kühlere, mediterrane Bedingungen bietende Miozän. Im Pliozän trugen die damals noch um mehr als tausend Meter höheren Alpen bereits lokale Gletscher und ihr Pflanzenkleid gliederte sich in vertikal übereinanderliegende Zonen, die sich durch verschiedene floristische Zusammensetzung auszeichneten.

Es war eine Stufenfolge von Pflanzengürteln nicht unähnlich der Reihe floristischer Formationen, die der Wanderer von den warmen Gestaden des ligurischen Meeres ausgehend bis hinauf zum eisigen Alpenkamm heute durchsteigt.

An der wenig scharf ausgeprägten Schwelle von Tertiär und Quartär mochte in Mitteleuropa, nach den Fossilfunden zu schließen, ein nur um unbedeutende Beträge milderer Klima als in der Jetztzeit herrschen. Die großen Süßwasserseen der präglazialen Zeit beherbergten die auch jetzt noch verbreiteten Gattungen und oft sogar Arten von Ostracoden und Daphniden. Das zeigte LINIENKLAUS durch das Studium der Muschelkrebse des Mainzer Tertiärbeckens, und das betont auch BREHM gestützt auf die Funde in den Cyprismergeln der nordwest-böhmischen Braunkohlenformation. In diesen Ablagerungen liegen, neben *Cypris angusta* Reuss., die Schalen und Ehippien von *Daphnia atava*. Die Überreste der leichter zerstörbaren Copepoden fehlen, doch erlauben tiergeographische und geologische Erwägungen den Schluß, daß auch sie schon jene warmen Tertiärbecken in den heutigen Formen nahestehenden Gattungen belebten.

Von den Mollusken des Süßwassers galt lange Zeit als Leitfossil

für das Unterdiluvium *Paludina diluviana*. NEUMAYR gelang indessen der Nachweis, daß die Schnecke noch heute im pontischen Osten lebt. Dasselbe Schicksal der Rückdrängung durch die quartären Gletscher nach dem Pontus widerfuhr auch *Dreissensia polymorpha*, doch wußte, im Gegensatz zu *Paludina*, die Muschel sehr viel später das ihr im Westen verloren gegangene Gebiet wieder zu erobern.

Die wenigen aus dem Stamm der Weichtiere und niederen Krebse gewählten Beispiele mögen genügen, um die Ähnlichkeit zwischen präglazialer und moderner Fauna für Mitteleuropa in richtige Beleuchtung zu rücken. Der Annahme steht kein Hindernis im Wege, daß von der pliocänen und altdiluvianen Tierwelt eurytherme, gegen tiefe Temperaturen unempfindliche Formen die Eiszeit an Ort und Stelle im gletscherfreien Gebiet Zentraleuropas überdauerten. Die stenothermen Wärme liebenden und für Temperaturschwankungen nicht gerüsteten Tiere dagegen, verurteilte der Einbruch der Gletscherzeit zur Auswanderung, oder zum Untergang.

Arktis und Hochgebirge besaßen zu Beginn des Quartärs eine ihrem tiefer temperierten Klima entsprechende Organismenwelt. Sie setzte sich von den anrückenden Gletschern getrieben in Bewegung. Aus dem Gebirge stieg sie in die Niederung, aus den polaren Breiten in den eisfrei bleibenden Gürtel Mitteleuropas. Zahlreiche Funde von Glazialrelikten und die Bestandteile tieferer Schichten der eiszeitlichen Torfmoore zeugen dafür, daß während der großen Vergletscherung wenigstens ein Teil der Alpenflora sich in den Ebenen nördlich der Gebirgskette ausbreitete.

Zwischen den Eismauern des Nordens aber und den Gletscherzungen der von den Gebirgen stürzenden Eisströme entstand jenes Tiergemenge der glazialen Mischfauna. Es floß aus drei Quellen zusammen, aus eurythermen und resistenten Elementen der präglazialen Bewohnerschaft der Ebene, aus Flüchtlingen aus dem Norden und aus den zu Tal gestiegenen Hochgebirgstieren. Sein allgemeiner Charakter trug die arktisch-alpinen Züge des Wohnorts, der Tundra.

Die Gletscher fluteten endlich, nach manchem sekulären Vorstoß und Rückzug, endgültig zurück nach der polaren Zone und nach den Kämmen der Gebirge. Ihnen folgten aus der sich allmählich erwärmenden Ebene Zentraleuropas die Tier- und Pflanzenwelt, die schon früher die Eisfronten bei ihren Bewegungen begleitet hatte. So erhielt der arktische Norden und das Gebirge gemeinsame Tierformen, Nachkommen der glazialen Misch- und Tundrafauna.

Nie aber scheint die Mischung der drei faunistischen Elemente eine vollständige und gleichmäßige geworden zu sein. Streng hoch-

alpine und arktische Tiere verließen die unmittelbare Nähe der Gletscherränder, den eisigen Schmelzwassertümpel, die Moräne mit ihrem kümmerlichen Pflanzenwuchs nicht. Sie blieben entweder alpin oder arktisch.

So weist, um nur wenig zu nennen, EKMAN wohl mit vollem Recht auf den hochnordischen *Lepidurus arcticus* hin, der nach subfossilen Funden in Dänemark und Südschweden zu schließen, am Südrand des skandinavischen Landeises lebte, aber weder die Gletscher der Alpen noch der Karpathen erreichte. Das Tier gehört der Fauna dieser Gebirgsmassive heute daher nicht an. Etwas weiter südlich drang *Branchinecta paludosa* vor. Sie teilt heute mit *Lepidurus* den Wohnort in den Gewässern der nordschwedischen Hochgebirge, welche den arktischen Charakter am reinsten zur Schau tragen, bewohnt aber auch hochgelegene Wasseransammlungen der Tatra. Die Strecke bis zum Eisrand der Alpen legte weder *Lepidurus* noch *Branchinecta* zurück. Das nicht völlig arktische Klima der zwischen den beiden großen Vergletscherungsgebieten liegenden Ebene dürfte, so nimmt EKMAN an, den beiden Phyllopoden den Weg zum größten Gebirgszug Mitteleuropas als unüberwindliche Schranke verschlossen haben. Leichter waren die der Südgrenze des Nordeises so nahe liegenden Karpathen zu erreichen. Dem entspricht wieder die Tatsache, daß wenigstens die aquatile Tierwelt der Karpathen mehr an die Wasserfauna des hohen Nordens anklingt, als die Bewohnerschaft der hochalpinen Gebirgsseen.

In manchen Fällen muß auf den Entscheid verzichtet werden, ob ein bestimmter Bestandteil der Mischfauna dem Norden oder dem Gebirge entstammte. Oft aber drängt sich aus später zu erörternden Befunden der Tiergeographie und der Biologie der Eindruck auf, daß besonders große Bruchstücke jener zusammengedrängten Eiszeittierwelt aus polarer Gegend herwanderten. Es wird sich Gelegenheit bieten, mit Sicherheit als arktisch anzusprechende Arten und ganze Tiergruppen zu nennen.

Erwähnung verdient indessen zunächst noch die Ansicht von LAPOUGE, nach welcher von Norden her eine Zuwanderung von Pflanzen und flügellosen Festlandbewohnern in den eisfreien Gürtel Mitteleuropas unmöglich gewesen sei. Die vor den arktischen Eismassen südwärts fliehenden Organismen wären in die Ostsee und in den finnischen Busen gedrängt, ausnahmslos zugrunde gegangen. Postglazial erhielt der hohe Norden seine Flora und seine terrestrischen Tiere aus Süden, aus dem eisfreien Gebiet. Es waren diese den polaren Eismassen nordwärts folgenden Geschöpfe somit ausschließlich alpinen Ursprungs, Nachkommen der präglazialen Fauna und Flora,

die sich vor den Gletschern der Gebirge in das Tiefland geflüchtet hatten.

In sehr interessanter Weise sucht BORN die Theorie LAPOUGES durch tiefgehende Studien über die Geographie, Morphologie und Variation der des Fliegens unkundigen Laufkäfer, der Carabiden, zu stützen.

Die Glazial- und Interglazialzeiten, so führt der genannte Autor aus, veränderten die Carabiden nur in unbedeutendem Maße; sie vernichteten allerdings einige Zwischen- und Stammformen. Dagegen wurden die Arten aus ihren ursprünglichen Standorten vertrieben; es verschoben sich die Verbreitungsbezirke; in den großen Zentralherden der ehemaligen Vergletscherung, vor allem in den Alpen und Karpathen, entstanden die eigentümlich begrenzten und oft schwer zu entwirrenden Wohngebiete der nicht fliegenden und daher klimatologischen und geologischen Einflüssen in so hohem Grade ausgesetzten Laufkäfer.

An Hand eines sehr reichen und in jedem Einzelfall sorgfältig verwendeten Materials verlegt BORN den Ausgangspunkt für die Verbreitung zahlreicher Carabiden in die Alpen. Im zentraleuropäischen Hochgebirge leben die alten Formen, im Norden die jüngeren, in der Varietätenbildung fortgeschritteneren. Manche in Mitteleuropa als Glazialrelikt betrachtete Art verdient diese Bezeichnung in keiner Weise.

Vor den Gletschern wichen die Laufkäfer aus den Alpen in die Ebene; postglazial besiedelten sie von neuem das Gebirge und zogen als fremde Einwanderer erst nachträglich nach dem fenoskandischen Norden.

BORN'S Schlüsse über den alpinen Ursprung der nordischen Carabiden mögen in manchen Punkten zutreffen. Auch für andere ungeflügelte Festlandtiere Mittel- und Nordeuropas dürften die Alpen sich einmal als präglaziale Wohnstätte ergeben. Regenwürmer und Myriapoden werden in diesem Zusammenhang noch zu nennen sein.

In ihrer allgemeinen Fassung aber entbehrt LAPOUGES Theorie der vor allem wichtigen geologischen Begründung.

Zu Beginn der Eiszeit besaß das nordische Festland eine maximale Ausdehnung. Die Küsten des atlantischen Ozeans reichten weit seewärts; Skandinavien lag 400, Schottland 90, die Gegend von Bremen mindestens 200 m höher als heute. Großbritannien hing mit dem Kontinent zusammen; die Ostsee war wohl zum größten Teil überbrückt, und über feste Landstreifen konnten die Pflanzen und auch die Flügellosen des Festlandes aus dem Norden nach dem

nicht vergletscherten Mitteleuropa ziehen und die sich dort bildende gemischte Flora und Fauna um arktische Elemente bereichern.

Wenn nordischer Ursprung eines großen Teils der zentral-europäischen eiszeitlichen Süßwassertiere und der geflügelten Landbewohner mit Sicherheit angenommen werden darf, so liegt es nahe, auch die nicht fliegenden Festlandtiere wenigstens teilweise aus dem Norden sich der Mischfauna zugesellen zu lassen. Einer Einwanderung von Norden stehen geologische Schwierigkeiten nicht im Wege. Der befremdende Gegensatz, der durch LAPOUGES Annahme inbezug auf den Ursprung der verschiedenen Elemente, fliegenden und nicht fliegenden, der glazialen Tierwelt geschaffen wird, fällt so dahin.

Immerhin soll die Stellung nicht unterschätzt werden, welche die alpinen Zuwanderer in der Eiszeitfauna des Tieflandes einnehmen. BORNS schöne Untersuchungen zeigen, welch' hohe Bedeutung für die spätere Wiederbevölkerung der Gebirge sowohl als des Nordens die präglazialen Alpentiere erhielten.

Die Erinnerung an die Glazialzeit klingt in der heutigen Tierwelt Mitteleuropas in Trümmern der Mischfauna nach. Den Überresten der einst auf dem nicht vergletscherten Gebiet zusammengedrängten Organismenwelt lege ich den Namen »Glazialrelikte« bei, unbekümmert darum, ob diese Lebewesen ursprünglich im Norden, im Hochgebirge oder in der Ebene Zentraleuropas zu Hause waren, und ob sie heute ihr Leben nur in tieftemperierten, arktischen Medien weiterfristen, oder sich sekundär an höhere Wärmegrade von Festland und Wasser angepaßt haben. Glazialrelikte sind diejenigen Tiere, bei denen geographische, biologische und oft auch morphologische Erwägungen es wahrscheinlich machen, daß ihre Vorfahren der eiszeitlichen Mischfauna angehörten. Sie sind Überreste dieser Fauna.

Damit ziehe ich die Grenzen des Begriffs »Eiszeitrelikte« weiter, aber auch schärfer, als EKMAN und v. HOFSTEN.

Der letztgenannte Autor will als glaziale Relikte nur diejenigen Tiere gelten lassen, die Orte von früher arktischem Klima weiterbewohnen, trotzdem sich die äußeren Verhältnisse im Sinne einer allmählich eintretenden Temperatursteigerung veränderten. Mit dem Wechsel des Klimas ging für die Organismen eine in verschiedener Richtung sich ausprägende biologische Anpassung Hand in Hand. Hochalpen und schwedische Gebirge würden somit keine Relikte beherbergen, da in diesen Gebieten auch heute noch glazial-arktische Bedingungen herrschen. Den Entomotraken Nordskandiaviens spricht EKMAN daher die Relikteneigenschaft ab.

Nach der von den schwedischen Zoologen gegebenen Definition verdienen den Titel Eiszeitrelikte aber auch die Trümmer der Eiszeitfauna nicht, die sich postglazial in stets tieftemperierte Gewässer Mitteleuropas, die arktisch-kühlen Tiefenschichten der großen, subalpinen Seen, die stets kalten Quellen und Bäche der Gebirge, die Eisseen der Alpen, die Höhlengewässer, zurückzogen. Denn alle diese Wohnorte stehen wenigstens thermisch dauernd unter glazialen oder arktischem Régime.

Planaria alpina, die geographisch und biologisch so deutlich den Stempel eines Eiszeitüberrestes zur Schau trägt, wäre als ausschließlicher Bewohner kalten Wassers kaum irgendwo relikte. Manche regelmäßig auftretende Tiere der großen Seetiefen, die selten und in zerstreuten Kolonien, sich auch in wärmeren Seichtwässern erhalten haben, würden im flachen Teich zu den Relikten zählen, nicht aber im tiefen See. Ich denke dabei etwa an die Cytheriden und gewisse Turbellarien. Gar oft könnte eine biologische Grenze zwischen relikten und nicht relikten Geschöpfen kaum gezogen werden.

So erscheint es natürlicher, die Marksteine weiter hinauszurücken und ihnen historische Bedeutung zu geben. Relikte sind alle heute noch lebenden Nachkommen der glazialen durch die Eismassen zusammengedrängten Mischfauna; sie stellen sich in Gegensatz zu den Tierwellen, welche postglazial, unter der Herrschaft eines milderen Klimas von verschiedenen Seiten nach Zentraleuropa hineinfluteten und auch das früher vergletscherte Gebiet erfüllten.

Diese weite Fassung des Ausdrucks »Glazialrelikt« gestattet zugleich eine bestimmte Begrenzung. Zwei Kriterien vor allem umschreiben die Überreste der Eiszeitfauna, das geographische und das biologische. Die Glazialrelikte bewohnen Gebiete, die während der Quartärzeit vergletschert waren, oder unter dem klimatologischen und hydrographischen Einfluß der großen Vereisung standen, und ihr Vorkommen und ihre Lebensweise wird bedingt durch ihre Vorliebe für tiefe Temperaturen.

Glazialrelikte leben weiter auf dem Festland, wie im Wasser. Doch bietet vor allem das thermisch viel mehr als die Luft ausgeglichene Wasser, mit seinen verhältnismäßig eng gezogenen Temperaturgrenzen den relikten Eiszeittieren eine Reihe schützender Zufluchtsorte. In der Erforschung der aquatilen Tierwelt auch liegen in letzter Zeit vor allem die Fortschritte unserer Kenntnisse über den Zusammenhang der glazialen und der heutigen Fauna.

Es mag genügen auf einige möglichst verschiedenartige und zum größten Teil wohlbekannte Fälle von relikten Festlandbewohnern

hinzuweisen. Verbreitung, Vorkommen, Lebensweise und etwa auch fossile Dokumente prägen diesen Tieren den Stempel glazialer Herkunft auf.

Mitten im weiten Meer der fast kosmopolitischen mitteleuropäischen Tierwelt erheben sich, Oasen oder Inseln vergleichbar, Bestände alpiner und arktischer Tiere. Sie gehören den die wärmere Ebene überragenden Kuppen und Horsten der Mittelgebirge an, oder bevölkern Moore, Dünen und Heiden, Distrikte somit von nordischem Charakter. Als ein solches Refugium glazialer Pflanzen und Tiere schilderte kürzlich in anschaulicher Weise L. FREDERICQ das von Torfmooren bedeckte Hochplateau der Ardennen auf der Grenze zwischen Belgien und Rheinpreußen südöstlich von Spa. Ein feuchtes und rauhes Klima zeichnet das Gebiet aus, das eine Meereshöhe von 691 m erreicht und auf etwa 100 Quadratkilometer Fläche eine mittlere Erhebung von 500 m besitzt. Der Winter bringt der Gegend eine anormal starke Abkühlung, so daß sich das Gebiet klimatisch etwa neben den 10° nördlicher gelegenen Bezirk der großen schwedischen Seen stellt. Besonders im Frühjahr entfaltet sich auf jenem Hochplateau der Ardennen eine Flora und Fauna von ausgesprochen alpinem oder nordischem Gepräge, so daß eine Exkursion zu jener Jahreszeit, wie sich FREDERICQ ausdrückt, einem Gang in die Quartärzeit gleichkommt. Auf dem moorigen Hochplateau der Ardennen erhielt sich der altertümliche Charakter der Fauna, gesichert vor den Eingriffen des Menschen, am reinsten. Das rauhe Ardennenklima gestattete einer Reihe von Lebewesen, die sonst postglazial nach Norden und in das Hochgebirge zurückwichen, Weiterexistenz. Immerhin lebt die Kolonie unter den äußersten, ihr gerade noch zusagenden physikalischen Grenzbedingungen. Eine schwache Erhebung der mittleren Jahrestemperatur müßte den Relikten sicheren Untergang bringen.

Auf den Blüten des Torfteppichs und der Moorheide wiegen sich fast ausschließlich alpine und boreale Falter, Erebien, *Argynnis*, *Parnassius* und vor allem *Colias palaeno*, ein Bewohner der zirkumpolaren Ebenen und der zentraleuropäischen Mittel- und Hochgebirge. Fliegen, Libellen und Käfer des Gebiets besitzen ihre Artgenossen im hohen Norden und in den Alpen.

In den Torftümpeln tummelt sich der nordisch-alpine Schwimmkäfer *Agabus confener*; die kühlen Bäche der tiefeingeschnittenen Schluchten beherbergen als in das Gebirge zurückgedrängtes Glazialrelikt *Margaritana margaritifera*, die sich im Norden um den Pol ausbreitet. Die Quellen besiedeln, in weitgetrennte Kolonien auseinandergerissen, die das kalte Wasser aufsuchenden Trikladen

Polycelis cornuta und *Planaria alpina*, während der Strudelwurm des warmen fließenden Wassers, *Planaria gonocephala*, von unten in die Bäche vordringt.

Später im Jahreslauf verblüht auf den Ardennen die Pflanzenwelt der Alpen und mit ihrem Verschwinden verwischt sich der alpin-nordische Charakter der Insektenfauna. Die letzten subalpinen Tagfalter fliegen noch Ende Juli.

In Belgien treten übrigens manche Pflanzen und Insekten der Arktis und des Hochgebirgs an zwei verschiedenen Lokalitäten auf: einmal auf der Bergstation der Ardennen, und dann am äußersten Südrand ihres nördlichen Verbreitungsbezirks, auf den Dünen und Heiden des Flachlands. Ähnliches gilt für die faunistischen Verhältnisse Deutschlands.

Weitere Kolonien relikter Eiszeittiere fanden Zuflucht an geeigneten Stellen der deutschen Mittelgebirge, der Vogesen und des Schwarzwaldes, des Harzes, der Gebirge von Thüringen, Böhmen und Schlesien.

Auf Mooren und Torfbrüchen, die den Charakter der Tundra noch am reinsten zur Schau tragen, dauert auch in mancherlei Formen die glaziale Tundrafauna noch heute aus. Zu jenen Zeugen einstiger Vergletscherung in Ostpreußen zählt SPEISER Elch und Schneehuhn, den Falter *Colias palaeno* L. und die Fliege *Pogonota hircus* Zett., aber auch die im Torf ruhenden Reste des Rentieres und des Moschusochsen.

Der glazialen Mischfauna gehörten Schneehase, Schneehuhn und Schneefink an, die auf der Rückwanderung sowohl die Alpenkämme, als den hohen Norden erreichten und den weit auseinanderliegenden Gebieten faunistisch einen ähnlichen Anstrich gaben. Im Norden verbreitet sich der Schneehase bis gegen den 83° n. Br.; die Alpen, den Kaukasus und die Pyrenäen bevölkert er bis zur Grenze des nicht mehr schmelzenden Schnees. Nach Norden zogen mit dem weichenden Eis zurück die charakteristischen Säugetiere der durch A. BRAUER umschriebenen arktischen Subregion Ren, Lemming, Moschusochse, Eisfuchs und Eisbär. Mit Ausnahme von *Ovibos*, dessen engumschriebenes Vorkommen sich auf die neue Welt beschränkt, leben heute alle diese Geschöpfe zirkumpolar.

Knochenreste im Pleistozän aber zeigen, daß zur Gletscherzeit das Rentier ganz Mitteleuropa bis zum Wall der Alpen und der Pyrenäen durchzog, und daß das Gebiet des Moschusochsen sich bis nach Frankreich und an die Grenzen der Schweiz erstreckte.

Das Hochgebirge erklimmen die Kletterer Gemse und Steinbock und die Anspruchslosen und Kleinen, die Schneemäuse und Spitz-

mäuse etwa, denen der kurze Alpensommer auf den öden Gräten und Gipfeln einen kärglichen Tisch deckt.

Reh, Damhirsch und Edelhirsch, so nimmt NEHRING an, flohen vor der Vereisung aus Mitteleuropa. Das milder werdende Klima der Postglazialzeit rief Reh und Edelhirsch in die eisfrei werdenden Gebiete zurück, während der Damhirsch erst im Mittelalter unter dem Schutz des Menschen als Jagdtier wieder seinen Einzug in den von den Vorfahren vor der Eiszeit besetzten Bezirk hielt.

Auf glaziale Einwirkung geht auch die heutige Verteilung der Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) und der Kreuzotter (*Pelias berus*) zurück. *Lacerta vivipara* steigt im nördlichen Lappmark, nach EKMAN, in großer Zahl bis in die Tundren der baumlosen Grauweidenregion empor; *Pelias* erreicht im arktisch-skandinavischen Sarekgebirge die äußerste Nordgrenze für Schlangen überhaupt bei 67° 8' n. Br. In Schweden, Dänemark, Norddeutschland und bis auf die Dünen von Frankreich, Holland und des nördlichen Belgiens bewohnt die Bergeidechse das Flachland. Doch schon in den belgischen Ardennen verläßt das Tier die Talsohle und erklimmt die Berghänge und zieht sich in Süddeutschland auf die Kuppen der Mittelgebirge zurück. Im Hochgebirge endlich, den Alpen und den Pyrenäen, steigt die lebendiggebärende Eidechse bis zu 3000 m empor, auf Schutt- und Geröllinseln, die der Gletscher umflutet. Selten nur überschreitet sie den Höhengürtel von 1000 m nach unten, um in sporadisch ausgestreuten Kolonien an Orten, die eine glaziale Vergangenheit haben, auf Torfmooren etwa, umgeben von alten Moränenwällen, ein bescheidenes Dasein zu führen. Ihre Verbreitung im Gebirge und auf der Hochebene der Schweiz deckt sich ungefähr mit derjenigen der nordischen Giftschlange, der Kreuzotter. So entsteht von selbst das Bild, daß die Eidechse am Schluß der Gletscherzeit aus ihrem damaligen Wohngebiet, dem eisfreien Gürtel Mitteleuropas, sich zurückzog in die Alpen und nach Norden und Zufluchtsburgen fand in den Mittelgebirgen und auf heute zu Mooren gewordenen Gletscherböden, auf denen der Tundracharakter noch nicht ganz erloschen ist.

Ähnlich mag am Schluß der Vergletscherung *Rana fusca* aus Zentraleuropa nach Norden und in die Höhe gewandert sein bis an eine Grenze, an der die Gewässer nicht mehr lange genug eisfrei werden, um dem Frosch die Vollendung der Metamorphose im Laufe eines kurzen Sommers zu gestatten. Der braune Frosch überschreitet, nach WERNERS Zusammenstellung, den Polarkreis am weitesten von allen Amphibien. Er macht erst beim 71° n. B. Halt; in den Alpen ersteigt er wasserarme Kämme und Gipfel bis zu 2600 m Höhe.

Eine beredte Sprache über den glazialen Zusammenhang der Tierwelt sprechen die wirbellosen Festlandbewohner. Ihre heutige Verteilung weist deutlich auf gemeinsamen Ursprung der jetzt zersprengten Kolonien. Mitteleuropäische Hochgebirge und arktischer Norden besitzen eine oft überraschend ähnliche Fauna von Insekten, Myriapoden und Landmollusken. In dem ungeheuren Raum aber zwischen der Arktis und den Alpen erheben sich über das Flachland und seine Tierbevölkerung nur wenige Refugien, Mittelgebirge, Moore, Dünen, auf denen, wie auf einsamen Inseln, Trümmer der Eiszeitfauna Zuflucht fanden.

Nur wenige Beispiele aus einer langen Reihe sollen die Verhältnisse beleuchten. Von den arktischen Schmetterlingen, deren Verbreitung nach RÖMERS Angaben sich bis über den 82° n. B. erstreckt, sind nur wenige Arten endemisch. Die meisten gehören mindestens zu Gattungen, welche auch die Blumenteppeiche der Hochalpen besuchen. Je nördlicher diese Falter flattern, um so weiter dringen sie auch in die nivale Region der Alpen vor. Im mitteleuropäischen Flachland aber sind sie nur Gäste der an Gebirgspflanzen reichen Torfmoore und Moränen. Die Käferfauna des Oberengadins und, nach FAVRES sorgfältigen Bestimmungen, des Wallis setzt sich zum guten Teil aus Formen zusammen, die gleichzeitig dem Norden und den Alpen und Karpathen angehören, im großen Zwischengebiet aber selten sind oder ganz fehlen. Nicht anders verhalten sich viele Hummeln und Libellen. CARL zeigte, daß von 93 Arten und 16 Varietäten von schweizerischen Kollembolen die Großzahl auch Norwegen, Schweden, Finnland und den arktischen Inseln zukommt, während die faunistische Verwandtschaft mit dem gerade für diese Tiergruppe gut bekannten Böhmen sich als weit weniger nahe darstellt.

Auch die Verteilung der Tausendfüßer, und unter ihnen vor allem der von klimatischen Bedingungen in hohem Grade abhängigen Diplopoden, läßt faunistische Beziehungen zwischen dem Norden und den Gebirgswällen Zentraleuropas unschwer erkennen. Im Bergtal des Engadins, vor allem aber in den Hochalpen des Wallis, leben nicht wenige nordische Formen, die das flache Mitteleuropa zu meiden scheinen. FAES fand in den Gebirgen der Schweiz den norddeutschen *Polydesmus germanicus* und den in Skandinavien, Dänemark, Schottland und England häufigen *Iulus alemannicus*.

Nach den Ansichten von ATTEMPS hätte der Norden seine Myriapoden postglazial von Süden her erhalten. Ähnliches nimmt MICHAELSEN für die Regenwürmer an. Die Eiszeit vernichtete vollständig die nordische Vertretung terrikoler Oligochaeten. Wenige weit

wandernde Formen haben bis heute von Süden her den Weg nach der Arktis zurückgefunden, ohne daß es einstweilen in diesem jung besiedelten Bezirk zur Bildung neuer Arten gekommen wäre. Die postglaziale Besiedlungsgeschichte Nordeuropas mit Tausendfüßern und Regenwürmern würde einige Ähnlichkeit mit dem von BORN für die Carabiden entworfenen Bild zeigen.

Die große Ähnlichkeit der polaren und hochalpinen Landschneckenfauna fiel schon O. HEER auf. In seiner 1855 erschienenen Dissertation über die Verbreitung der europäischen Land- und Süßwasser-Gasteropoden betont VON MARTENS den Reichtum der weit voneinander getrennten Bezirke des Nordens und der Alpen an kleinen feuchtigkeitsliebenden Erdschnecken, Vitrinen und Puppen, und an mittelgroßen Limnäen. Er vergleicht die Verteilung dieser Mollusken geradezu mit dem eigentümlich lokalisierten Vorkommen der Alpenhasen, Schneehühner und Schneeammern.

Die obere Waldregion der Alpen stellt sich in ihrem Schneckenbestand neben klimatisch und floristisch entsprechende Gebiete Lapplands und Nordrußlands. Hochalpine Vertreter der wenig beweglichen Gasteropoden zählen ihre nächsten Verwandten im arktischen Skandinavien und in Grönland. Beim Aufstieg der Eiszeitschnecken zum Gebirge blieben da und dort relikte Kolonien an tieferliegenden, geeigneten Lokalitäten zurück. So teilt im Riesengebirge *Pupa arctica* aus Lappland den Standort mit dem nordischen Steinbrech, *Saxifraga nivalis*. *Tachea sylvatica* lebt in der Schweiz in engst umschriebenen Bezirken von wenigen Quadratmetern Ausdehnung weit unter ihrer tiefsten Verbreitungsgrenze, die etwa bei 600 m Höhe liegt.

In allen ihren Komponenten trägt die Festlandfauna Mitteleuropas einen gemeinsamen Zug. Sie spricht in ihrer heutigen Verteilung von gewaltigen Verschiebungen und Wanderungen, von Zusammendrängung fremdartiger Elemente durch die in breiter und hoher Front vorrückenden Eismassen und von Rückwanderung gegen den Pol und Aufstieg in die Gebirge, als die Gletscher endlich abschmolzen. Im mitteleuropäischen Flachland aber öffneten sich den glazialen Tieren zerstreute Zufluchtsburgen, die die tiefe Temperatur oder den Tundracharakter der Eiszeit mehr oder weniger treu bewahrten. Auf den Mooren und Dünen, auf kühl temperierten Mittelgebirgen fristen noch heute Trümmer der glazialen Mischfauna ihr Leben in isolierten kleinen Beständen über ein weites Gebiet ausgestreut. Sie verraten sich so schon im sporadischen Auftreten als Relikte einer früher allgemeiner verbreiteten Fauna.

Wo aber fossile Belegstücke zur Verfügung stehen, vertieft sich

der durch die Verbreitung der lebenden Tiere gewonnene Eindruck, daß die Eiszeit auf engem Raum eine Tierwelt aus heterogenen Elementen des Nordens und der Gebirge mischte.

Spärliche Überreste von Insekten aus interglazialen Lehmlagerungen weisen in den Verwandtschaftsbeziehungen sowohl nach der Arktis, als nach den Alpen.

Die wahrscheinlich durch heftige Stürme während der letzten Zwischengletscherzeit zusammengewehten Lößmassen umschließen die Reste einer an kühle Klimaverhältnisse angepaßten Schneckenfauna. Aus dem Rheintal sind ihre Vertreter in die Alpen emporgeklettert, seitdem die Jahrestemperatur in Mitteleuropa sich hob. Heute leben sie an der Felsmauer des Rhätikon, an den Kämmen des Säntis und auf den Gipfeln der Glarnerberge, oder im Norden von Skandinavien, Rußland und Lappland. Manche der Lößschnecken Mitteleuropas schlugen gleichzeitig den Pfad nach dem Gebirge und nach dem Pol ein. Von 32 Gasteropoden des Löß bei Basel, kommen heute nur noch 14 in der Gegend häufig vor; andere sind selten geworden und suchen höher gelegene und kühlere Lokalitäten auf; drei Arten gehören der Arktis und den Alpen an.

Von *Helix arbustorum* besitzt der Löß nur die kleine, dem Tiefland fehlende alpine Varietät. Auch *Helix ruderala* und *H. sericea-glabella* haben das Gebirge erstiegen. Die im Rheintal seltene *Succinea oblonga* var. *elongata* bevölkert in Menge den Norden Europas. Bei St. Petersburg erscheint sie lebend in gleicher Häufigkeit wie fossil im subalpinen Löß. In nordische und teilweise Hochgebirgswohnorte zogen sich auch *Helix costulata*, *Pupa columella* und *P. substriata* zurück; *Helix villosa* und *Clausilia gracilis* wandten sich den Alpen zu. Eine große Zahl der heute in Mitteleuropa weitverbreiteten Festlandsschnecken fehlen dem Flugsand des Löß; sie hielten ihren Einzug erst unter der Herrschaft eines mildereren, postglazialen Klimas.

Am klarsten spricht sich der arktisch-alpine Charakter der Mischfauna für die Säugetiere in den mitteleuropäischen Höhlenfunden, die dem Schluß der Gletscherzeit entstammen, aus. In demselben Grab liegen nebeneinander die Knochen von Gemse und Renntier, von Moschusochse und Murmeltier, von Mammut, wollhaarigem Nashorn, Steinbock, Schneehase und Schneehuhn, von Eisfuchs und Vielfraß. Dazwischen streuen sich scheinbar fremdartige Einsprengungen von Steppen- und Waldtieren ein, deren Bedeutung wir später ermaßen werden.

Die Glazialzeit brachte für die Festlandfauna Mitteleuropas als erste Folge weitgehende Wanderung, Mischung und Neuverteilung

und damit Wechsel in der lokalen Zusammensetzung, die bis heute deutlich nachklingt. Sie zeitigte aber auch weitreichende biologische Resultate. Nur wenig in dieser Richtung sei angedeutet; ausführlicher sollen uns die Parallelerscheinungen im Gebiet der Tierwelt des Wassers beschäftigen.

Als Ausklingen der großen eiszeitlichen Tierwanderungen mögen die noch heute in engerem Rahmen sich regelmäßig abspielenden Reisen gelten, welche manche nordische Geschöpfe alljährlich nach südlicher gelegenen Weidegründen führen. Ihr kleines Abbild bietet der Abstieg von Gemse, Schneehase und Murmeltier im Hochgebirge vor dem nahenden Winter gegen das Tal und den schützenden Wald. Hunger und Not zwingt, wie ehemals, so noch heute im Norden und im Gebirge zur Flucht.

Die Entwicklung des Vogelzugs wird, wohl wenigstens teilweise mit Recht, als Folge der eiszeitlichen Bedingungen und der durch eine winterliche Polarnacht, wie sie KOBELT annimmt, herbeigeführte Abschwächung des Pflanzen- und Insektenlebens gedeutet. Durch Veränderung der Lebensverhältnisse und durch Isolation vom Hauptstamm losgerissener Kolonien züchtete die Glazialzeit auf dem Festland wie im Wasser morphologische und biologische Rassen und Varietäten. Es sei erinnert an den Melanismus der alpinen und arktischen Insekten, an die durch Größe und Färbung der Gehäuse gekennzeichneten kleinen abgesprengten Bestände von *Tachea sylvatica* in tiefen Gebirgslagen, an den rauhen und dichten Pelz, der die alpinen Hummeln vor den Artgenossen der Ebene auszeichnet, an die Abweichungen, die das Renttier Spitzbergens gegenüber den Verwandten von Grönland und Nowaja Semlja zeigt.

Unmittelbarer und packender als bei der Betrachtung der Festlandfauna bietet sich dem Beobachter das Bild der Beeinflussung der Tierwelt durch das Gletscherphänomen bei faunistischen und biologischen Studien im Süßwasser.

Im tieftemperierten Wasser des eisfreien Mitteleuropas, in den zahlreichen Schmelzwasserbächen, in den Schnee- und Eistümpeln, den Sümpfen und Mooren der Tundra, in den flachen, direkt oder indirekt vom Gletscher genährten Seen, bot sich eine reich abgestufte Heimat für ein vielgestaltiges, aus dem Norden, den Alpen und dem Tiefland gemischtes Tierleben. Vielleicht entfaltete sich sogar in dem thermisch ausgeglichenen flüssigen Element eine an Arten und Individuen reichere Fauna, als in der weiten Temperaturschwankungen ausgesetzten Luft.

So rufen die kurzen Sommerwochen heute noch im überhitzten Tümpel der Hochalpen, im von Felsschranken umschlossenen Berg-

see, im Eisbecken an der Gletscherwand einem wimmelnden Tierleben. Auch die Gletschergewässer der Quartärzeit mögen eine mannigfaltige Welt stenothermer Glazialtiere und eurythermer, gegen tiefe Temperaturen resistenter Kosmopoliten beherbergt haben.

Die der Gletscherzeit folgende Erwärmung vollzog sich im Wasser zögernder und weniger ausgiebig als in der Luft, und relativ spät erst traten die aquatilen Bestandteile der Glazialfauna den Rückzug in kühle und schützende Refugien an. Viele fanden auch Zeit, sich an Ort und Stelle der allmählichen und wenig weitgehenden Erwärmung des bewohnten Mediums morphologisch und biologisch anzupassen.

Der Rückzug der Wasserbewohner unter den Eiszeittieren ist auch heute noch nicht zum Stillstand gekommen. Er führt hinauf in die Gewässer der Gebirge, in den brausenden, kalten Bergbach, in den Hochalpensee, den während 9 oder 10 Monaten des Jahrs die Eisdecke der Glazialzeit überspannt, hinab in die Tiefsee der großen Randbecken der Alpen. Die Rückwanderung lieferte auch kalten und dunkeln Höhlengewässern tierische Zufuhr; sie trug zur Bildung des Planktons der Seen des Alpenfußes bei und bevölkerte das Moorwasser von Sümpfen, die in ehemaligen Gletschergebieten liegen.

Bei seinen eingehenden Studien über das bekannte Eiszeitrelikt *Planaria alpina* zeigte VOIGT in überzeugender Weise, daß die aquatile Eiszeitfauna viel später und langsamer kühle und hochgelegene Zufluchtsstätten aufsuchte, als diejenige des Festlands. Dem Bonner Zoologen stand als geeignetes Untersuchungsgebiet die vulkanische Eifel mit ihren Kraterseen zur Verfügung. Erst zur Zeit der großen Wälder, lange nach dem Abschluß der Vergletscherung, wich die Alpenplanarie vor der nachrückenden *Polycelis cornuta* in die Quellläufe zurück, und erst in historischer Zeit, als die Wälder unter der Axt fielen, und die Sonnenstrahlen die Bäche erwärmten, trat die Warmwassertriklade, *Planaria gonocephala*, ihren Vormarsch in die Rinnale an. Die postglazialen Wanderungen der drei Bachplanarien sind an vielen Orten, besonders in den Wasserläufen der Mittelgebirge, noch in vollem Fluß.

Ähnlich wie in der Eifel läßt sich wohl die Einwanderung der von POIRIER und BRUYANT in den kalten Quellen der einst vergletscherten und später vulkanischen Auvergne entdeckten Glazialfauna datieren. *Polycelis cornuta* lebt in jenen tief und gleichmäßig temperierten Medien mit anderen Eiszeitrelikten, Bythinellen und dem Oligochaeten *Bohemilla comata* zusammen.

So erweist sich die Tierwelt des Süßwassers als besonders geeignet, um Aufschlüsse über die biologische Kraft und Bedeutung der Eiszeit zu bieten.

In ihrer Zusammensetzung und Verteilung leben die glazialen Erinnerungen noch reger weiter, als auf dem Festland. Die geographischen Verschiebungen der aquatilen Fauna, die morphologischen und biologischen Anpassungen mancher ihrer Vertreter, welche sich direkt oder indirekt als Produkt von Vorstoß und Rückzug der Gletscher erklären lassen, treten dem Beobachter noch heute deutlich vor die Augen.

Das Wasser Mitteleuropas ist reich an Glazialrelikten im Sinne der früher gegebenen Definition. Geographische, morphologische und biologische Merkmale kennzeichnen heute manche Tiere als Trümmer und Nachkommen der glazialen Mischfauna.

Solche Organismen suchen stenotherm das bleibend kalte Wasser auf. Sie fehlen dem Warmwasser der Ebene, leben dagegen in den kalten Gewässern der Hochgebirge, im Norden und in isolierten tief-temperierten Quellen und Bächen der Mittelgebirge und auch etwa des Flachlands. Wasserläufe der Höhlen und der kühle, tiefe Grund großer Seebecken bieten ihnen weiteren, passenden Aufenthalt.

Manche glazialrelikte Art besiedelt in kleinen, weit auseinander gesprengten Beständen gleichzeitig zwei oder mehrere der genannten Kategorien von Wohnorten.

Biologisch kennzeichnen sich die Glazialrelikte in mancherlei Weise. Nicht selten haben sie sich in der Ebene weitverbreitet halten können, unter der Bedingung, daß sie ihre Fortpflanzungszeit auf den kalten Winter verlegten, während im Gebirge und im Norden die Epoche ihrer regsten Vermehrung in den Sommer fällt.

Der geographische, wie der morphologische und biologische Weg der Betrachtung der Süßwasserfauna führt zu demselben Ziel, zur Erkenntnis des engen genetischen Zusammenhangs von Tierwelt der Arktis und der mitteleuropäischen Gebirge. Der geographischen Verteilung der aquatilen Tiere möge sich zunächst die Aufmerksamkeit zuwenden.

Gegenüber den Resultaten genauer faunistischer Untersuchungen und eingehender systematischer Prüfung muß die von DARWIN ausgesprochene und heute noch vielfach vertretene Ansicht vom rein kosmopolitischen Charakter der Süßwasserfauna und besonders der Entomostraken fallen. Gewiß haben sich manche niedere Krebse im Laufe ungemessener Zeiten aktiv oder passiv über den ganzen Erdball verbreitet und sind als resistente und eurytherme Tiere Bewohner von Gewässern verschiedenster Lage und verschiedenster Eigenschaften geworden.

Aber ebenso sicher begrenzt sich der Wohnbezirk mancher anderer Entomostraken geographisch scharf, und bei dieser Umgrenzung

spielen feststehende, biologische Merkmale der betreffenden Arten, Stenothermie für kaltes oder warmes Wasser z. B., eine nicht zu übersehende Rolle. Oft aber auch trennen die Grenzen in scharf gezeichnetem Strich Gewässer von ähnlicher Lage und gleichen Bedingungen faunistisch voneinander. So zeichnen sich geographische Bezirke durch herrschende Leitformen aus, die außerhalb des Gebiets nicht oder nur seltener als lokalisierte Einsprengungen im Herrschaftsbereich anderer Arten auftreten.

Die Genera *Bosmina* und *Daphnia*, und unter den Copepoden, die artenreiche Gattung *Diaptomus* und *Heterocope* legen in der Verteilung ihrer Spezies und Varietäten beredtes Zeugnis für die zoogeographische Wichtigkeit der Entomostraken ab.

Diaptomus bacillifer und *D. denticornis* kennzeichnen den hohen Norden und das mitteleuropäische Hochgebirge, in den größeren Seen der Westalpen herrscht *D. laciniatus*. Östlich der Limmat aber nimmt die führende Stellung im Plankton *D. gracilis* mit *Asplanchna priodonta* ein und noch weiter gegen Osten in Steiermark, bei Pettau, tritt *D. zachariasii* mit *Asplanchna syrix* auf. Den Ostrand der Alpen endlich streift gerade noch *D. tatricus*. Frankreich dagegen gehört vor allem *D. vulgaris* an; das Verbreitungszentrum von *D. wierzejski* liegt innerhalb des Polarkreises. Nach dem Vorkommen und Fehlen der *Diaptomus*-Arten trennte G. BURCKHARDT die Seen der Schweiz in wohl umschriebene Gruppen.

Den Versuch aus der Verteilung der Entomostraken in Europa tiergeographische Schlüsse zu ziehen und an ihr speziell die Wirkungen der Eiszeit abzumessen, führte zunächst STEUER durch, im Anschluß an seine Studien über die Entomostraken der alten Donau bei Wien. Die Verbreitzonen der niederen Krebse Europas stellt er in Parallele zur Ausdehnung der Gletscher während der verschiedenen Phasen der Glazialzeit. Vom polaren Norden nach Süden schreitend unterscheidet STEUER eine arktische Region mit einigen typischen Arten und Varietäten, der zugleich zahlreiche südliche Formen fehlen. Manche der hochnordischen Krebse erscheinen in Mitteleuropa wieder als Bewohner der Gebirgsgewässer. Der Nordrand Sibiriens, Ostrußland, Nordskandinavien, Grönland, Island, die Farör dürften in dieses Reich arktischer Entomostraken gehören.

Die Seen der norddeutschen Tiefebene bilden die zweite Region STEUERS. Ihre Grenze fällt westlich im Mündungsgebiet von Elbe und Weser, mit der Verbreitung von *Heterocope appendiculata* und *Eurytemora lacustris* zusammen; sie zieht in weitem Bogen längs der Elbe über Berlin nach Warschau und setzt sich durch

Rußland über Moskau ungefähr längs des 40. Meridians östlicher Länge von Greenwich bis zum Weißen Meer in einer Linie fort, deren faunistische Bestimmung durch das Studium der Fische und der niederen Wassertiere das Verdienst v. ZOGRAFS ist. Entomostraken und Rotatorien des russischen Teils der Region weisen noch auf die Verhältnisse der norddeutschen Seen hin, klingen gleichzeitig aber auch an die Fauna der Voralpen an. In den Gewässern der norddeutschen Ebene herrschen gewisse Centropagiden und besonders die großen Bosminen in einer weiter südlich am Alpenrand unbekannt Mannigfaltigkeit.

Die Höhenzüge am Rhein, die Eifelmaare, der französische Jura und auch Vogesen und Schwarzwald bilden, nach STEUER und G. BURCKHARDT eine faunistische Brücke, die Norddeutschland mit den Alpen verbindet. Auf dieser alten Verbreitungsstraße blieben während des nach Süden gerichteten Vormarschs einzelne Kolonien von *Diaptomus graciloides* und *D. denticornis* bis heute stehen.

Eine dritte gegen Süden sich anschließende Seengruppe, die sich faunistisch fast nur negativ durch das Fehlen gewisser Formen umschreiben läßt, deckt sich in ihrer Ausdehnung mit dem Rand der maximalen Erstreckung des nordischen Inlandseises.

STEUER weist ferner darauf hin, und das wird für unsere Schlußbetrachtung über interglaziale und postglaziale Einwanderungswellen wichtig werden, wieweit von Osten her gewisse Entomostraken gegen das Zentrum von Europa vorstoßen. So erreicht *Diaptomus salinus* die Salztümpel Ungarns, *D. pectinicornis*, eine echte Steppenform, das nordöstliche Galizien, *D. zachariasii* verbreitet sich allgemein im südöstlichen Österreich und als morphologisch modifiziertes Relikt im mittleren Deutschland bei Halle. Von *D. tatricus* endlich, dem typischen Centropagiden der Karpathen, entdeckte BREHM isolierte Bestände am Ostrand der Alpen, in den Almtümpeln von Lunz.

Als im allgemeinen wohl charakterisierte Zone zählt STEUER die circummediterrane Region auf. Sie schiebt sich in der Entfaltung des Planktons zwischen die reichbevölkerten Seen Nordeuropas und die von einer nur kümmerlichen limnetischen Fauna belebten tropischen Wasserbecken ein. Die Rotatorien herrschen vor, die Entomostraken treten zurück, und wieder spielen gewisse *Diaptomus*-Arten die Rolle von Leitformen.

Wichtiger für die Erkenntnis glazialer Einwirkung auf die heutige Verteilung der aquatilen Tierwelt ist die Tatsache, daß auch STEUER aus den Gebirgen, den Alpen, den Karpathen, den Höhenzügen, die Böhmen umsäumen, ein eigenes »Montangebiet« schafft, gekennzeichnet durch die größte faunistische Ähnlichkeit mit dem hohen

Norden. Im Gebirge erscheinen wieder die durch Carotine hochrot gefärbten Diptomiden Nordskandiaviens und der Süßwasseransammlungen der Eismeerküste. Der nordische *D. laciniatus* bevölkert vor allem die Randseen der Westalpen; *D. bacillifer* und *D. denticornis* steigen in breitester Front in die höchstgelegenen Schmelzwasserseen und Eistümpel der Hochalpen. Auch die großen borealen Bosminen treten besonders im mächtigen Gebirgswall Zentraleuropas wieder auf.

Manche der glazial-arktischen Gebirgstiere verlassen die Höhen, um weiß über die ehemaligen Gletscherzungen hinaus vorzustoßen in das Flachland. So lebt der hochalpine *D. bacillifer* in den Teichen der ungarischen Puszten und mischt sich dort mit Gattungsgenossen aus den Steppen des Ostens und aus dem warmen Küstenstrich des Mittelmeers, um in den transsylvanischen Alpen wieder das Gebirge zu ersteigen. Ähnlich überschreiten eiszeitliche Tiere im Gebiet der norddeutschen Seen die ehemaligen Gletschergrenzen. Die zoogeographischen Linien umfassen einen weiteren Umkreis, als die äußersten Moränenwälle der entsprechenden Vergletscherungsphase. Vor den Eisstirnen, außerhalb der Schuttwälle, auf der sich weitdehnenden, wasserreichen Tundra bot sich in Moorteichen und kalten Schmelzwassertümpeln den Eiszeittieren eine zusagende Heimat. Aus dem schmalen, der Eiskante folgenden Saum des Wohngebietes wurde allmählich ein breiter, den Gletschern vorgelagerter Gürtel.

ZOGRAF und STEUER bringen die in der Wasserfauna Rußlands und Deutschlands festgelegten, tiergeographischen Grenzen in Zusammenhang mit der Ausdehnung der Eismassen in den verschiedenen Phasen der Gletscherzeit. Dem Umriß der jeweiligen Vereisung folgt in weiten Zügen die heutige Verbreitung mancher Tierarten, besonders von Entomotraken. Den einzelnen Regionen STEUERS entsprechen in der Vergangenheit bestimmte Vereisungszustände, in der Gegenwart gewisse faunistische und tiergeographische Verhältnisse.

ZOGRAF charakterisiert faunistisch vier verschiedene Gruppen russischer Seen, von denen drei geologisch und zoologisch in enge Beziehungen zu den verschiedenen Perioden der quartären Vereisung gesetzt werden können. Er beruft sich nicht nur auf die Verteilung der niederen Fauna, sondern auch der Fische, ähnlich wie in neuerer Zeit NORDQUIST und LUNDBERG die Biologie und Verbreitung der Süßwasserfische Finnlands und Schwedens durch die geologische Geschichte des Postglazials erklären.

Die zoogeographischen Ergebnisse seiner Untersuchungen ließen STEUER, und nach ihm in weiterer Ausführung BREHM, der Ansicht

älterer Autoren über den hochnordischen und in letzter Linie marinen Ursprung der Entomostrakenfauna beipflichten. Er sah sich durch bald zu erwähnende morphologische und biologische Erwägungen in dieser Annahme bestärkt.

Einen großen Fortschritt der Kenntnisse über die genetische Zusammengehörigkeit der Tierwelt des borealen Nordens und Centraleuropas und der Beeinflussung von Tiergeschichte, Tierleben und Tiergestalt durch das diluviale Gletscherphänomen birgt die durch Gründlichkeit und vorsichtige Deutung gleich ausgezeichnete Arbeit SVEN EKMANS über die Entomostraken der nordschwedischen Hochgebirge. Das Werk wächst weit über faunistische und systematische Ziele hinaus und erreicht tiergeographische und tiergeschichtliche Bedeutung. Dazu führt den Verfasser vor allem eine scharfe biologische Gegenüberstellung der arktisch-skandinavischen niederen Krebse und der Verwandten aus dem früher auch unter arktischem Régime stehenden Centraleuropa. Die Beobachtungen in den Hochalpen erhalten so eine dringend erwünschte Parallele. EKMANS Arbeit zeigt schlagend, welch reiche Früchte bei zielbewußter Bestellung des Gebiets das Feld der zoologischen Süßwasserforschung zeitigt.

Das Untersuchungsgebiet EKMANS, besonders das Sarekgebirge im nördlichsten Schweden, trägt arktischen Tundracharakter. Von den am höchsten gelegenen Seen weicht unter normalen Verhältnissen die Eisdecke nie. Aber auch die etwas tieferliegenden Wasserbecken der Birkenregion, oberhalb der Nadelholzgrenze, bleiben nur 3—4 Monate eisfrei. Sie werden von Fels und Geröll umgrenzt, oder von der öden Tundra der Arktis umsäumt. Nur Kleingewässer erwärmen sich zu bedeutenderen Temperaturgraden.

In diesen einsamen Behältern des Hochgebirges lebt eine von der südschwedischen Entomostrakenfauna negativ und positiv sehr wesentlich abweichende Bevölkerung von Cladoceren, Phyllopoden, Copepoden und, wie EKMANS jüngste Arbeit zeigt, auch Ostracoden. Die ihr hauptsächlich oder ausschließlich angehörenden Formen sind stenotherme Kaltwasserbewohner. Die niederen Krebse des skandinavischen Nordens tragen, wie die Festlandtiere und die Pflanzenwelt, den faunistischen Stempel der arktischen Region.

Auf der anderen Seite aber zeigen die Entomostraken der arktischen Gebiete die nächsten Beziehungen zur Fauna der Hochgebirgsgewässer von Mitteleuropa. So kommt EKMAN dazu, eine boreosubglaziale Region tiergeographisch zu schaffen und dieselbe der übrigen, nördlichen, gemäßigten Zone gegenüberzustellen. Die Region zerfällt in zwei durch ein weites Zwischenland von anderem

Faunencharakter getrennte Bezirke, den nördlich-arktischen und den südlich-alpinen. Dem ersten gehören die arktischen Gegenden an, dem zweiten die centraleuropäischen Hochgebirge, die während der Eiszeit mit der damals nach Süden vorrückenden arktischen Fauna in enger Verbindung standen und von ihr einen guten Teil ihrer heutigen Tierbevölkerung erhielten. Das gilt vor allem für die Alpen und die Hohe Tatra, vielleicht auch für die Pyrenäen und den Kaukasus.

Von den hochnordischen Gegenden unterscheiden sich die Gebirge Mitteleuropas durch weniger scharf ausgesprochenen arktischen Charakter der Fauna. Die Tierwelt bleibt etwas spärlicher; die Arten treten sporadischer auf; einige Formen beschränken sich auf die Hochgebirge, ohne postglazial den Weg nach Norden gefunden zu haben. Wiederum schließt sich die Tatra enger an die Arktis an, als die Alpen. In die Karpathen hielten nordische Formen während der Gletscherzeit Einzug, welche, wie *Branchirecta paludosa*, die Alpen nicht oder nur teilweise zu erreichen vermochten.

Wenn EKMAN der Annahme STEUERS und ZOGRAFS über den engen genetischen Zusammenhang von borealer und hochalpiner Fauna beipflichtet, teilt er im einzelnen nicht vollständig die Ansichten über die gegenseitige Beziehung zwischen den verschiedenen Vergletscherungen und der geographischen Verteilung der Entomostraken. Nach dem schwedischen Zoologen können sich die einzelnen Arten entsprechend ihrem höheren oder geringeren Grad von Stenothermie verschieden weit vom Gletscherrand entfernt haben. So entstand im Lauf einer einzigen Eiszeit das Bild mehrerer Verbreitungsgrenzen.

Wie die Entomostraken, so finden auch die übrigen Wasserbewohner im hohen Norden und im alpinen Hochgebirge dieselbe faunistische Vertretung. Manche Beispiele erläuterten bereits dieses Verhältnis; andere Belege sollen folgen.

Unter Berücksichtigung der Biologie, der Einwanderungslinien und der heutigen geographischen Verbreitung erkennt EKMAN in der nord- und mitteleuropäischen Tierwelt des Süßwassers sieben verschiedene Elemente: arktisch-alpine stenotherme Kaltwasserbewohner; eurytherme, oft kosmopolitisch verbreitete Arten; spätere Zuwanderer aus dem Nordosten; stenotherme Warmwassertiere; marine Relikte; mediterrane Formen und endemische Spezies. Diesen Kategorien fügt BREHM die aus dem Osten stammenden, interglazialen Einwanderer bei.

Von allen interessieren uns vorzüglich die beiden ersten Gruppen, die stenothermen Kaltwassertiere und die eurythermen Weltbürger. Sie sind echt glazial, während die übrigen Gruppen als spät- oder

postglaziale Zuwanderer der eiszeitlichen Mischfauna in Mitteleuropa während der maximalen Ausdehnung der Gletscher nicht angehörten.

Die beiden ersten Abteilungen umfassen die verschiedensten, systematischen Einheiten, Entomostraken und Rotatorien, Hydrachniden und Oligochaeten, Turbellarien und Insekten. Beide großen faunistischen Gruppen mischten sich während der Glazialzeit in der Tierwelt des eisfreien Gürtels von Mitteleuropa, beide folgten dem rückflutenden Eis nach Norden und hinauf in die Gebirge. Sehr stenotherme an kältestes Wasser gebundene Arten verließen während der Gletscherzeit den Eisrand nicht, sie schlossen sich von der Faunenmischung aus. So blieb der hocharktische *Lepidurus arcticus* ausschließlich nordisch, *Branchinecta paludosa* drang nur bis zu den Karpathen nicht aber bis in das Alpengebiet vor, und umgekehrt überschritten manche von den Hydrachniden der sehr kalten alpinen Wasserläufe die eisfreie Zone nordwärts nicht. Sie machen heute einen typischen Bestandteil der mitteleuropäischen Wildbachfauna aus, wie das C. WALTER vor kurzem zeigte.

Während aber die eurythermen Weltbürger postglazial alle Gewässer des Flachlands in ausgiebigster Weise weiterbevölkerten, erhielten sich die stenothermen Glazialtiere nur in isolierten Refugien von konstant tiefer Temperatur; sie verschwanden in dem sich erwärmenden Flachwasser der Ebene. In diesen Zufluchtsburgen sind die echtsten aller Glazialrelikte, die Trümmer einer einst im kalten Seichtwasser verbreiteten Tierwelt zu suchen.

Das stattlichste Refugium Mitteleuropas in horizontaler Erstreckung und vertikaler Erhebung bilden die Alpen mit ihren Eisseen und Felstümpeln, ihren Sturzbächen und Wasserfäden, die über die moosbedeckte Felswand sickern. In auffallendster Weise stimmt Zusammensetzung und faunistischer Charakter der Tierwelt von Alpensee und Bergbach mit der Wasserbevölkerung des hohen Nordens überein.

Als Rückzugsweg und Wanderstraße nach den schützenden Gewässern der Höhlen und der Gebirgseen, aber auch als Zufluchtsort, öffneten sich den stenothermen Kaltwasserbewohnern am Schluß der Glazialzeit die immer tief temperierten Sturzbäche der Mittelgebirge und besonders der Alpen. Die Temperatur dieser Rinnsale schwankt im Jahreslauf nur um geringe Beträge und bleibt dauernd tief. So erschließt sich einer kälteliebenden Organismenwelt im Bach eine Heimat, die vor Teich und See mit den weitgezogenen thermischen Grenzen den Vorzug verdient. Im Bach blüht das Tierleben auch in der kalten Jahreszeit weiter, die sein Gedeihen im stehenden Wasser wenigstens teilweise unterbindet.

Die Auswanderung in die Bäche stellt sich als eine Flucht zersprengter Reste einer Fauna kalter Zeiten vor der steigenden Temperatur des Flachlandes dar. Das stark fließende Wasser, mit seinen spezialisierten Lebensbedingungen, verbot der großen Menge von Kosmopoliten und Ubiquisten den Zutritt; es bot dagegen denjenigen Eiszeittieren, die dem Wellenprall durch biologische und morphologische Eigenschaften zu trotzen verstehen, eine geeignete Zuflucht. So kann STEINMANN den Satz aussprechen, daß alle echten Gebirgsbachtiere, die heute der Ebene fehlen, als Glazialrelikte zu deuten seien. Im schäumenden, kalten Bach erhielt sich der glaziale Charakter der Tierwelt am reinsten.

Einen wichtigen Bestandteil der Tierwelt der Sturzbäche nach Zahl der Arten und nach Stärke der eiszeitlichen Reminiscenzen machen die kleinen in den überfluteten oder vom Gischt bespritzten Moospolstern lebenden Wassermilben aus. Es sind vor allem Vertreter der Gattungen *Thyas*, *Paniscus*, *Partmunia*, *Sperchon*, *Pseudosperchon*, *Feltria Aturus* und *Hydrovolxia*, die das stürzende und schäumende kalte Wasser aufsuchen. Einige von ihnen bewohnen zugleich weit getrennte Rückzugsbezirke, den Bach des Mittelgebirgs, das fließende Wasser der Hochalpen und den arktischen Norden, oder finden sich wenigstens in zwei von diesen Refugien.

Ähnliche Verbreitung besitzen andere stenotherme Bachbewohner. *Ilyocryptus acutifrons* charakterisiert durch sein massenhaftes Auftreten biologisch die dunkeln Tiefen des Genfersees, sucht aber auch den Bergbach und die Kleingewässer des Nordens auf. Dagegen kommt die Cladocere im Flachwasser der mitteleuropäischen Ebene nur selten und sporadisch vor.

Harpacticiden der Quellen und Seen des Hochgebirgs und des Nordens wählen als ihnen zusagende Wohnorte auch das feuchte Moos am Sturzbach der Mittelgebirge.

Wie STEINMANN in den bewegten Wasserläufen von Alpen, Jura und Schwarzwald, so stieß THIENEMANN in den Waldbächen der Kreidehalbinsel Jasmund auf Rügen auf die beiden Komponenten der torrentikolen Tierwelt: resistente Kosmopoliten und stenotherme Glazialrelikte. Zu den letzteren rechnet er *Planaria alpina*, *Limnaca truncatula*, die Köcherfliege *Stenophylax picicornis*, die Forelle und, mit aller Vorsicht, die im ersten Frühjahr laichende *Planaria lactea*. ENSLIN teilt in bezug auf die eben genannte Planarie THIENEMANNS Auffassung.

Kein Bachbewohner aber bekundet sich nach Verbreitung ausgesprochener Stenothermie, und nach Fortpflanzungsweise deutlicher als Glazialrelikt, als die viel genannte Alpenplanarie. Der Erforschung

ihrer glazialen und postglazialen Geschichte widmen sich eine ganze Reihe von Zoologen, und die Literatur über *Planaria alpina* schwillt zu einer kleinen Bibliothek an.

Dank den sorgfältigen Arbeiten VOIGTS besonders in deutschen Mittelgebirgen und THIENEMANNS auf Rügen läßt sich heute der nacheiszeitliche Rückzug der Triklade und das spätere Nachrücken eines zweiten Eiszeitrelikts, *Polycelis cornuta*, und endlich der eurythermen *Pl. gonocephala* an vielen Stellen Schritt für Schritt verfolgen. Die bei diesen Wanderungen ausschlaggebenden Faktoren rücken in helle Beleuchtung und besonders der Einfluß der steigenden Temperatur auf die Verschiebung der Verbreitungsgrenzen der drei Planarien tritt klar hervor.

Planaria alpina lebt nur in Wasser, dessen Wärme nie über 14° C. steigt. Doch liegt das Temperaturoptimum für das Tier weit unter diesem Betrag. Je tiefer die Mitteltemperatur sinkt und je enger die Schwankungsamplitude des Thermometers wird, um so besser gedeihen die Strudelwürmer. Ihr unbestrittener Herrschaftsbezirk sind die kalten Gewässer im weitesten Umfang der Alpen bis hinauf zur Grenze von 2800 m, wo das Wasser nicht mehr flüssig wird. Die Planarie bevölkert aber auch die Tatra und die Pyrenäen und in weit auseinandergerissenen Kolonien die kühlen, obersten Quellläufe der zentraleuropäischen Mittelgebirge. Selten sucht sie kalte Gewässer das Flachlands auf.

An diesen Stationen machen die Tiere den Eindruck versprengter und in äussersten Refugien gedrängter Flüchtlinge.

Die faunistische Forschung der neuesten Zeit endlich lehrt, daß *Planaria alpina* im Norden und in der Arktis eine zweite, weitgedehnte Heimat besetzt hält. Irland, Schottland, Rügen, die dänische Insel Møen, aber auch Norwegen, das arktische Hochgebirge Schwedens, das skandinavische und finnische Lappland fallen in diesen borealen Bezirk. Angesichts dieser weiten und echt glazialen Verbreitung in den südlichen Hochgebirgen und im hohen Norden wäre es müßig darüber zu streiten, ob *Pl. alpina* präglazial den Alpen oder dem Norden, oder beiden Gebieten zugleich angehörte.

Für die am Schluß der Eiszeit aus dem Flachland sich zurückziehenden Planarien wurden die Bäche der Mittelgebirge zu Sackgassen ohne rettenden Ausweg. Wie Verbannte leben die Tiere zusammengedrängt in den obersten Quellen, früher oder später dem Untergang geweiht durch Erhöhung der Temperatur, oder vielleicht auch, wie VOIGT ursprünglich annahm, durch die Ernährungs-Konkurrenz nachdrängender Arten.

Ähnliches Schicksal widerfuhr anderen Tieren. Aktives Aufwärts-

wandern der Art in kalten Bächen mag auch die kleinen Bythinellen an ihren heutigen Wohnort, versteckte kalte Waldquellen der Gebirge geführt haben, den sie so oft mit den Eiszeittieren *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta* teilen. Als ihr Typus kann *Bythinella dunkeri* gelten. Sie ist Winterlaicher und Kaltwassertier zugleich, so daß LAUTERBORN wohl mit Recht vermutet, auch sie gehöre in die Reihe der Glazialrelikte.

Im Gegensatz aber zu den spezifisch so konstanten Bachplanarien wandeln die heute in kleinste Bestände gespaltenen Bythinellen in den einzelnen Bergquellen isoliert die Pfade der Varietäten — und vielleicht der Artbildung.

Die Bäche dienten der flüchtenden stenothermen Tierwelt postglazial nicht nur als Rückzugslinie bis hinauf zur hochgelegenen Quelle, sie bildeten auch Straßen aktiver Wanderung in den Gebirgssee und in das Dunkel des Höhlengewässers. An beiden Orten öffneten sich der Eiszeitfauna neue Zufluchtsstätten. Die unterirdischen Wasserläufe und Tümpel entsprechen in ihren thermischen Verhältnissen durchaus den Ansprüchen einer an das kalte Wasser gebundenen Tierwelt. Manche der subterranean Wasserbewohner erinnern in ihrer sporadischen Ausstreuung über weite Räume an das Verhalten der oberirdischen Glazialrelikte. Das fiel ENSLIN für *Planaria vitta* auf. In Übereinstimmung mit FRIES macht der genannte Erforscher der fränkischen Höhlen auf die nahe Verwandtschaft der Höhlenplanarie *Pl. cavatica* mit *Dendrocoelum lacteum*, und auf die wahrscheinliche Identität mit dem in der großen Tiefe der Flachlandseen weitverbreiteten *Dendrocoelum* aufmerksam. Der blinde *Niphargus tatrensis* bewohnt die unterirdischen Wasseradern, die die gewaltige Felsmauer des Rhätikon zwischen Graubünden und Vorarlberg durchrieseln; er gehört subterranean Gewässern der Gotthardgruppe, aber auch der Tatra und Böhmens an, und scheint mit den augenlosen Amphipoden der Seetiefen in naher Verwandtschaft zu stehen. In zersprengten Beständen besiedeln feuchte Grotten die Vitrellen, ähnlich wie in oberirdischen Quellen die Bythinellen leben, und auch sie haben an ihren zerstreuten Zufluchtsstätten Zeit und Gelegenheit zu ausgiebiger Varietätenbildung gefunden.

Stenothermie und eigentümliche Verbreitung verweist somit die aquatilen Höhlentiere in das Gebiet der Glazialrelikte. Aus den Refugien der Erdtiefe aber wagen die Höhlenbewohner Vorstöße an das Sonnenlicht, um das durch Temperaturerhöhung verloren gegangene Gebiet wieder zu besetzen.

THIENEMANN führten seine Beobachtungen zum Schluß, daß die Erwärmung des Klimas in der Postglazialzeit, besonders in der um

2,5° C. gegenüber heute höher temperierten Litorina-Periode, *Planaria alpina* in die kalten, unterirdischen Gewässer von Jasmund zurücktrieb. Subterran überdauerte die Turbellarie die warme Epoche. Heute verläßt sie die Dunkelheit, um wenigstens im Frühjahr kalte, ephemere Quellen und Rinnsale Rügens zu beleben.

Mit den Angaben THIENEMANN'S über die Rückwanderung glazialer Höhlentiere nach der Erdoberfläche decken sich Befunde MRAZEK'S in Böhmen und an den Planarien Montenegros, STEINMANN'S und des Vortragenden im Hochgebirge. Auch BREHM fand bei Lunz *Limnocythere relictæ* und *Niphargus* in einem Teich, der subterranean Zufluß hat.

Im ganzen Alpengebiet streuen sich zahlreiche Wasserbecken, Felsteiche und Tümpel von polarem Charakter aus. Geröllhalden umgrenzen diese ruhenden Gewässer, Moränen stauen sie auf, und bis an ihren Rand schieben sich nicht selten Firnwände und Gletscherbrüche vor. Von der Schneeschmelze beherrscht, bleibt die Wassertemperatur auch im Hochsommer tief.

Das Studium der Tierwelt dieser arktischen Hochalpengewässer bietet ein fesselndes Interesse. Spät erst nach der Glazialzeit entstanden die Wasserbecken. Herkunft und Import ihrer tierischen Bevölkerung lassen sich noch leicht erschließen; noch heute fließen die Quellen, welche nach dem Rückgang des Eises neues Leben in die hochalpine Region strömen ließen.

Das zentraleuropäische Hochgebirge steht auch jetzt noch biologisch unter dem Zeichen der Vergletscherung. Noch wirken in kleinem Maßstab die Faktoren weiter, welche tierisches und pflanzliches Leben aus den Alpen vertrieben und wieder zurückriefen. Sie heißen wechselnder Vorstoß und Rückzug der Eismassen.

Im Schoße der Hochalpengewässer, so weit sie polaren Charakter tragen, spielt sich nordisches Leben ab. Die Seen und Quellen stellen wichtige Refugien der stenothermen Eiszeitfauna dar. Nur in den sich überhitzenden Almtümpeln und Alpweihern drängt sich das eurytherme, kosmopolitische Faunenelement stärker hervor. Diese Gewässer stellen sich so auch biologisch in einen scharfen Gegensatz zum Eissee und zur Schmelzwasserlache. Den faunistischen Zusammenhang zwischen Arktis und Hochgebirge, polarem und hochalpinem Seebecken mögen aus der Fülle von Beispielen nur wenige beleuchten. *Pisidium loveni* lebt in einem öden Hochsee der Glarner Alpen und im arktischen Norden Skandinaviens; die Wasserkäfer der Hochalpen, der Tatra und der Pyrenäen, Vertreter der Gattungen *Hydroporus*, *Agabus*, *Dytiscus*, *Helophorus*, fehlen den Gewässern der Ebenen Mitteleuropas fast ganz, jenseits des Polarkreises aber ge-

nießen die hochalpinen Formen wieder weiteste Verbreitung. In Finnland steigen sie an das Meerufer hinab, in die Miniaturwasserbecken der Skären, deren überraschende faunistisch-biologische Ähnlichkeit mit stehenden Gewässern der Hochalpen und Lapplands LEVANDER erkannte. Als Zwischenstation und Zufluchtsstätte zwischen den Zentren der Verbreitung im Hochgebirge und im Norden erhebt sich etwa aus der Ebene das Riesengebirge. Die Diaptomiden der Alpen, des Kaukasus und Tatra, *D. denticornis*, *D. bacillifer*, *D. laciniatus*, beherrschen in ungezählter Individuenfülle die Schmelzwasserweiher des höchsten Nordens. Entsprechend verhalten sich manche Harpacticiden moosreicher Kleingewässer. Die var. *frigida* von *Acroperus harpae* verbreitet sich weit in den nordschwedischen Hochgebirgen; derselbe Krebs lebt aber auch in den Gewässern der Tatra und nach KEILHACK und STINGELIN in den Hochalpen der Dauphiné und des Wallis. Ähnliches gilt für *Chydorus piger* der den Alpen und dem Norden angehört, im weiten warmen Zwischenland aber nur vereinzelte Reliktenkolonien im Madüsee in Pommern und bei Bonn und Berlin besetzt hält. Auch die für den Norden so typische *Bosmina obtusirostris* meldet Stingelin im Alpengebiet (St. Gotthard), wahrscheinlich sogar in ihrer var. *arctica*.

So enthüllt sich für zahlreichste Wasserbewohner wieder das Bild weit getrennter Verbreitungsbezirke in der Arktis und im Hochgebirge. In der Ebene Mitteleuropas kommen diese Glazialrelikte nicht vor, oder doch nur in zerstreuten, engbegrenzten Beständen. Häufiger fanden sie Zuflucht in Mittelgebirgen. Einige Formen allerdings verbreiten sich auch im Flachland etwas ausgiebiger, doch erreichen sie ihre volle Blüte und Vertretung erst montan und polar.

Dem Eis folgte auch die Eisfauna in die Alpen in geduldiger aktiver Wanderung durch die damals so wasserreichen Pfade und Straßen der Bäche, und in passivem Flug mit dem Wind, dem Insekt und dem ziehenden Vogel. Den Anteil, den beide Besiedlungsarten an der Belebung der eisfrei werdenden Gewässer nahmen und noch nehmen, zu schildern, verbietet die eng beschränkte Zeit. Doch darf wenigstens darauf hingewiesen werden, daß für die Art des Imports der Copepoden, die so lange dunkel blieb, durch die Arbeiten von HAECKER und E. WOLF, neue Möglichkeiten in den Vordergrund rücken. Wir wissen nun, daß manche Copepoden in verschiedener Weise resistente und verschleppbare Dauereier und Ruhezustände bilden. Gerade für viele in der Fauna des Hochgebirgs von den Randseen bis hinauf zum Eisweiher stark dominierende Arten von Diaptomiden und Cyclopiden gelang der Nachweis der Bildung latenter Verbreitungsstadien.

Wie der Bergbach als Pfad dem Emporklimmen vieler Organismen in die Hochalpen diente, so wurden die wasserreichen großen Ströme am Schluß der Vereisungszeit zu Straßen nach den vielfach erst durch die Gletscherarbeit geschaffenen subalpinen Wasserbecken. Auf ihnen wanderten die durch die Eismauer nach Mitteleuropa gedrängten Fische des Nordens südwärts bis zur Mauer der Alpen.

Geologie, geographisches Vorkommen und Biologie weisen für die Salmoniden, und wohl auch für *Lota*, auf eine nordische Heimat hin. Die lachsartigen Fische sind ausschließlich stenotherme Kaltwasserbewohner; zu ihnen zählt *Salmo alpinus arcturus*, der im Süßwasser am weitesten nach Norden vorstoßende Fisch. Er überschreitet im arktischen Amerika den 82° n. Br. In Nowaja Semlja besteht die in nicht salzigem Wasser laichende Ichthyofauna nur noch aus den beiden Salmoniden *Coregonus autumnalis* und *Salmo umbla*. Saiblinge, Coregonen und Forellen besitzen als echte Glazialrelikte neben dem Norden eine zweite Heimat in den Gebirgen Mitteleuropas.

Aus dem Süßwasser des Polarkreises drängten die anschwellenden Eismassen die lachsartigen Fische nach Süden und in das Meer. Die Laichzeit führte sie durch die Bahnen der Flußläufe gegen die Alpen, in ein ihrer ursprünglichen, nordischen Heimat entsprechendes Element. Nahrungsmangel im kalten Gletscherwasser zwang die gefräßigen Wanderer ebenso regelmäßig immer wieder zum Abstieg nach dem an Speise reichen Ozean.

So entstand das Bild der Wanderung als Folge der Eiszeit, ein Phänomen, das im Norden noch zahlreiche Formen beherrscht, im südlichen Heimatbezirk, dem Alpengebiet, in vollem Umfang wenigstens nur noch im kräftigsten Schwimmer, dem Lachs, weiterdauert.

Für die schwächeren Formen, Saiblinge, Felchen, Forellen, schlossen sich die früher alljährlich beschwommenen Wanderstraßen, als die Ströme reißen und wasserarm ungangbar wurden. Heute leben die Coregonen, außer im Norden, eingesperrt wie in Käfige, am Nordrand der Alpen der Schweiz, von Bayern und Österreich. Die Gebirgsmauer nach Süden zu überschreiten gelang ihnen nicht. In den Alpenseen fanden die Felchen im Wandel der Generationen Zeit, jene zahlreichen lokalen Formen und sogar Arten auszubilden, von denen die Arbeiten von KLUNZINGER, NÜSSLIN und FATIO sprechen. Sie gleichen darin den isolierten Bythinellen der Waldbrunnen, den Vitrellen der Höhlengewässer, den Planktoncladoceren, welche in den subalpinen Seen die Fähigkeit, verbreitungsfähige Dauereier zu erzeugen, einbüßten.

Die Eiszeit mit ihrer Wasserfülle und arktischen Temperatur, mit der Aussüßung des Meers durch Schmelzwasserströme auf weite

Strecken hin, öffnete den nordischen Fischen die Wege nach Süden. Hinter den Wanderern aber schlossen sich die Straßen, vor ihnen türmten sich die für manche Salmoniden unüberschreitbaren Alpen, so ward ihnen der Nordrand des Gebirgs notwendig zur zweiten dauernden Heimat. Geographisch, biologisch und morphologisch zeugen die lachsartigen Fische für die Wirkung der Glazialperiode, und SIMROTH darf diese Edelfische mit Recht typische Produkte der Eiszeit nennen.

Führte die unmittelbare Postglazialzeit den Alpenseen aktive Zuwanderer zu, so sorgte wohl passive Übertragung für die Entwicklung eines Planktons von nordischem Anstrich in den eben eisfrei werdenden Wasserbecken. Auf die faunistische Ähnlichkeit der Entomostrakenwelt des Nordens und der alpinen und subalpinen Gewässer wurde schon hingedeutet. Die Aufdeckung der Beziehungen der limnetischen Organismen beider weit von einander abliegenden Bezirke knüpft an die Namen von G. BURCKHARDT, STEUER, EKMAN, WESENBERG, BREHM an. Von sorgfältigsten Untersuchungen der limnetischen Organismen der dänischen Seen ausgehend, kommt WESENBERG-LUND dazu, in Europa zwei Gebiete für die Verteilung der Cladoceren-gattung *Bosmina* zu erkennen. Der eine Bezirk umfaßt wieder echt eiszeitlich den Norden und die Alpen, der andere die Gewässer des flachen Zentraleuropas. In den kalten, klaren, nur unbedeutenden Temperaturschwankungen unterworfenen Bergseen und arktischen Wasserbecken herrschen die Formen der engverwandten Gruppe *B. longispina-bohemica-obtusirostris*; die warmen, an Plankton und Detritus reichen und durch sehr veränderliche Temperatur ausgezeichneten Wasseransammlungen der zentraleuropäischen Ebene dagegen erfüllen die Angehörigen des Typus *B. coregoni*.

G. BURCKHARDTS Planktonstudien beziehen sich auf die Seen der Schweiz und besonders auf den Vierwaldstättersee, auf einst vergletscherte Bezirke also. Sie zeigen den einheitlich eiszeitlichen Planktoncharakter des Gebiets und den glazialen Ursprung seiner freischwimmenden Tierwelt. Bosminen und *Daphnia hyalina* der betreffenden Seen verloren die Fähigkeit Dauereier zu erzeugen. Isolation und Ausschluß der Mischung zeitigte auch hier als Folge lokale Variation: jeder abgetrennte See wurde zum Schöpfungszentrum neuer Formen.

Aber nicht nur in den Fischen und im Plankton der alpinen Randseen wirkt die Eiszeit faunistisch-biologisch nach, sondern auch in der dunkeln und glazial kalten Tiefe. Der tiefe Seegrund mit seiner nur wenig um 4° schwankenden Temperatur, so lehren die Untersuchungen am Genfersee und besonders am Vierwaldstättersee,

stellt ein Refugium für Eiszeittiere, einen Zufluchtsort für vom warmen Ufer Verbannte dar und bildet nicht, wie früher angenommen wurde, ein Schöpfungszentrum neuer Arten.

In seiner Tierwelt treffen sich wieder zwei Elemente. Kosmopolitische, eurytherme Ufer- und Flachwasserbewohner. Sie sinken passiv vom Gestade in die Tiefe, oder wandern aktiv nach der profunden Region. Manche verstehen es, den fremden Verhältnissen des Seegrundes sich anzupassen und sich in der Tiefe zu vermehren; neuer Nachschub von oben füllt zudem die entstehenden Lücken immer wieder aus.

Neben diesen recenten Einwanderern aber, beherbergt die Seetiefe weit ältere, heute am Ufer nicht mehr oder nur selten lebende Bewohner. Ihr Kennzeichen ist stenothermes Aufsuchen des kalten Wassers und demgemäß eigentümliche Verbreitung an heterogenen Lokalitäten. Sie tragen den Stempel der Glazialrelikte.

Wie heute noch die Litoraltiere in die Tiefe gelangen, so vollzog sich eine ähnliche Wanderung ununterbrochen seit dem Schluß der Eiszeit. Sie führte auf den Wassergrund Glazialtiere, die sich im wärmer werdenden Flachwasser nicht zu halten vermochten. Manche starben am Ufer ganz aus, sie wurden reine Tiefenbewohner, andere hielten sich litoral oder sogar in Tümpeln in sporadisch zerstreuten Beständen. Für alle aber liegt der Ort, des massenhaften Auftretens, des besten Gedeihens in der eisigen und dunkeln Tiefe.

Diese altglaziale Bewohnerschaft der Seetiefen fügt sich aus gar mannigfaltigen Bestandteilen zusammen. PENARD entdeckte im Tiefenschlamm aller Schweizerseen eine ganze kleine Fauna von Rhizopoden, die das Ufer gar nicht oder nur in atypischen Kümmerformen beleben. Dazu gesellen sich eine Anzahl Cytheriden und mehrere Turbellarien, isolierte Vertreter mariner Gattungen im Süßwasser. In der Tiefe aller Seen verbreitet sich *Plagiostoma lemani* und *Otomesostoma morgiense*, auf dem Grund des Genfersees lebt *Macrorhynchus lemani*, im Neuenburgersee *Hyporhynchus neocomensis*. Zur altprofunden Fauna zählte die Cladocere *Ilyocryptus acutifrons*, mehrere nordische und hochalpine Harpacticiden des Neuenburgersees, von den Hydrachniden *Lebertia tau-insignita*, *Tiphys xschokkei* und *Hygrobates albinus*, wahrscheinlich einige Oligochaeten und vielleicht blinde Asseln und Flohkrebse. Die entlegene Tiefe jedes subalpinen Sees endlich differenziert eine oder mehrere Formen von Pisidien.

Alle diese echten, alten Tiefentiere verbreiten sich vorwiegend im Norden. Manche besitzen ihre nächsten Verwandten in den borealen Meeren, viele finden eine zweite Heimat am Ufer des hoch-

alpinen Gletschersees, in der Höhle, am rauschenden Bergbach, im arktischen Eistümpel, in verschiedenen Refugien also der Glazialfauna.

Am Ufer des Hochgebirgssees leben neben den Pisidien aus den Tiefen der großen subalpinen Wasserbecken, *Otomesostoma*, profunde Oligochaeten und vielleicht Hydrachniden. Mehrere der Tiefenrhizopoden PENARDS kehren in flachen Eisweihern der grajischen Alpen von 2400–2600 m Höhenlage wieder. *Hygrobatas albinus* charakterisiert durch massenhaftes Auftreten und streng profunde Begrenzung die Tiefenzone des Vierwaldstättersees. Dieselbe Milbe aber ist häufig in den Bergbächen Norwegens und wird im arktischen Skandinavien ein Bewohner seichter Tundratümpel. STEINMANN fand im brausenden Mittelgebirgsbach die Cladocere der Tiefsee neben sonst auf dem Seegrund lebenden Rhizopoden und Mückenlarven; ZACHARIAS *Otomesostoma* in den Teichen des Riesengebirges.

Einige der Tiefentiere hielten sich auch anpassungsfähig da und dort ausgestreut am Ufer, im Teich und Tümpel. Gerade ihr sporadisches Vorkommen aber kennzeichnet sie heute als Fremdlinge im Flachwasser, ihrer einstigen Heimat. Die kleinen Kolonien weisen mit Sicherheit auf den littoralen Ursprung der heute in geschlossenem Bestande die Seetiefen bevölkernden Tiere hin. Sie sprechen von einer einst in der Ebene weitverbreiteten nordisch-glazialen Fauna, deren letzte, an neue Verhältnisse anpassungsfähige Reste sie selbst darstellen.

So fanden sich in neuerer Zeit etwa Cytheriden im Seichtwasser, und ähnliches gilt für *Plagiostoma*, *Otomesostoma* und *Ilyocypris acutifrons*. Auch nordische Tiere, die in der Tiefe noch nicht erbeutet wurden, beherbergt der eine und andere Teich oder Tümpel.

Doch handelt es sich um vereinzelte und seltene Funde und gewöhnlich lassen die Fundstellen Beziehungen zur ehemaligen Vergletscherung erkennen, sei es nach ihrer Geschichte, sei es nach ihren biologischen Bedingungen.

So lebt im tieftemperierten Wasser des Mittesees bei Lunz, eigentlich nur einer großen, kalten Quelle, *Limnocythere relictus* als altglaziales Tier. THIÉBAUD fing in Hochmooren des Neuenburger Juras, an Stellen, die einst der Rhonegletscher bedeckte und später mit seinem Schlamm auszementierte, die nordischen Harpacticiden *Canthocamptus gracilis* und *C. rubellus*. *C. gracilis* kommt auch in den Mooren Böhmens und Bayerns vor. Auf den biologisch glazialen Charakter der Moorlandschaften bei Franzensbad, im Wittnigauer Becken und des Böhmerwalds macht BREHM aufmerksam. Der Ursprung dieser böhmischen Moore reicht in die Glazialzeit zurück;

sie stellen Reste eines im Verschwinden begriffenen Seengebietes dar. Die Moorteiche belebt im Frühjahr in großen Mengen *Holopedium gibberum*. Später verschwindet die Cladocere. Sie ist eine hochnordische, an das Urgebirge gebundene Form, die in Mitteleuropa sporadisch Lokalitäten von altglazialer Geschichte, wie Torfmoore und Bergseen bevölkert, ohne indessen in geschlossenem Bestande die Hochalpen zu beziehen. Das Vorkommen von *Holopedium* deckt sich mit dem Auftreten gewisser nordischer Pflanzen, welche die Alpen ebenfalls nicht erreichen.

Aus dem kleinen und seichten Lac de St. Blaise, den eine Moräne vom Neuenburgersee trennt, verzeichnet THIÉBAUD neben alpin-nordischen Harpacticiden, *Anchystropus emarginatus* und *Latona setifera* als Glazialrelikte.

So riß die postglaziale Epoche die Flachwasserfauna der Eiszeit auseinander und verbannte ihre Reste in entlegene und heterogene Schlupfwinkel, denen tiefe Temperatur gemeinsam ist. Die Erinnerung an die geologische Vergangenheit, an allgemeine Eisbedeckung und Vergletscherung lebt faunistisch weiter in der Tiefe und im Plankton der subalpinen Randseen, im fließenden und stehenden Wasser der Gebirge und der Höhlen, im Gletscherweiher und im Wildbach, in glazialen Moortümpeln und Moränenteichen. Die Kraft welche die einheitliche Eistierwelt sprengte, heißt Erhöhung der Wassertemperatur.

Dem faunistischen Bild entspricht die morphologische und biologische Skizze. Auch in ihr treten die Erinnerungslinien an die Gletscherzeit kräftig hervor. Nicht nur in der Verteilung, sondern auch in Leben und Bau mußten die Überreste der Glazialfauna sich den neuen Bedingungen der Nachgletscherzeit, besonders der steigenden Wärme anpassen. Sie hatten in ihren Refugien biologisch und morphologisch mancherlei Opfer zu bringen. So behält denn EKMAN vollständig Recht, wenn er durch Vergleichung der Biologie der aquatilen Tierwelt des Nordens, der Alpen und des zentral-europäischen Flachlandes auf die Art der Einwirkung der großen Vergletscherung zurückschließen will und daraus Folgerungen zieht über die Herkunft der mitteleuropäischen Fauna. Bei solchen Studien rücken die in Erscheinung, Lebensweise und Fortpflanzung so geschmeidigen und anpassungsfähigen niederen Krebse von selbst wieder in die erste Reihe der zu befragenden Objekte. »Nur wenn wir die ursprüngliche Lebensweise dieser Tiere kennen lernen«, so schreibt EKMAN, »wie sie noch heute in den arktischen und subarktischen Gegenden geführt wird, können wir zu einem volleren Verständnis der Lebensweise der Kolonien in den temperierten Gegenden gelangen«.

STEUER schloß zuerst aus dem Saisonpolymorphismus von *Bosmina longirostris-cornuta* in der alten Donau auf den nordischen Ursprung der Art. Die größeren in der kalten Jahreszeit auftretenden Formen mit langer und gestreckter Antenne und kräftigem Mucro stellen für ihn die morphologische Wiederholung der nordischen Vorfahren dar. Dagegen wären die im Sommer erscheinenden, durch Kleinheit, kurze, stark gekrümmte Antenne und Mucro ohne Inzisuren charakterisierten Generationen südliche Kümmerformen, hervorgebracht durch die Dauer der warmen Jahreszeit und die intensive, lange anhaltende parthenogenetische Fortpflanzungsperiode. Der österreichische Zoologe sieht Stützen für seine Ansicht darin, daß die jugendlichen Bosminen aller Jahreszeiten der Winterform *B. longirostris* ähnlich sehen, und daß ein kalter Winter das Gedeihen des Süßwasserplanktons im allgemeinen und der Bosminen speziell begünstigt. Er beruft sich ferner auf den Formenreichtum der Bosminen im Norden, neben dem der Süden weit zurücktritt, und auf die allgemeine Tatsache, daß die nordischen Binnengewässer an Produktion von Plankton die Wasseransammlungen der südlichen Breiten übertreffen. STEUER tritt daher für die nordische Urheimat des Süßwasserplanktons ein. Als sekundärer Erwerb wäre die jahreszeitliche Cyclomorphose aufzufassen, als eine Folge der Eiszeit oder genauer der auf dieselbe folgenden postglazialen Wärmesteigerung.

STEUERS Ansicht stützen eine lange Reihe von anderen Autoren beobachteter Tatsachen. So weist STINGELIN und auch KRÄMER nicht nur auf die Individuenarmut, sondern besonders auch auf die Kleinheit der Süßwasserentomostraken der Tropen gegenüber denjenigen des Nordens hin. Noch näher liegt die Beobachtung, daß die Individuen derselben Cladocerenart in ihrem nordischen Verbreitungsbezirk und im mitteleuropäischen Wohndistrikt ganz verschiedene Größen besitzen. Der Norden erst verleiht ihnen vollen Umfang und typisches Gedeihen. So bleibt das in der Arktis so weit verbreitete *Holopedium gibberum* an seinen zerstreuten Wohnorten Mitteleuropas klein, gewissermaßen verkümmert. Erst in den Hochgebirgsseen der St. Gotthardpaßhöhe erreicht es, nach STINGELIN, wieder stattlichere Größe, nie aber die Dimensionen der arktischen Artgenossen. Die großen, plumpen, dunkelgefärbten Daphnien Nordskandiaviens treten in entsprechenden Formen in den Hochgebirgsseen der Alpen auf. Verminderung der Körpergröße in auffallendem Maße stellte für glaziale Einwanderer in Mitteleuropa durch Messungen von *D. denticornis*, *D. graciloides*, *Polyphemus pediculus* und *Holopedium gibberum* aus Lappland und österreichischen Seen BREHM fest. Besonders wichtig aber für die Beurteilung der morphologischen

und biologischen Folgen, welche die eiszeitliche Verschiebung nach Süden und die spätere Temperatursteigerung den Entomotraken brachte, sind wieder die Angaben EKMANS. Sie bekräftigen STEUERS Ansicht über den Ursprung der Cyclomorphyse.

Die Temporalvariation erweist sich in den nordschwedischen Hochgebirgen als nicht so ausgeprägt, wie in den temperierten Gegenden Mitteleuropas. Oft fehlt sie ganz. Winter- und Frühlingsformen der Ebene leben in den Gebirgen Nordskandiaviens im Sommer. Dies zeigte EKMAN jüngst noch für die Ostracoden.

Die Sätze des schwedischen Autors behalten, nach meiner Erfahrung, ihre volle Gültigkeit für die Verhältnisse der Alpen. Auch im zentraleuropäischen Hochgebirge sind im Gegensatz zum Flachland dem Saisonpolymorphismus der niederen Krebse enge Grenzen gezogen, und auch dort dominieren mitten im Sommer die in der Ebene während des Winters und Frühjahrs herrschenden Formen.

Es erscheint somit nicht aussichtslos, die Cyclomorphyse von Süßwasserplanktonen als eine Folge der großen Vergletscherung und der sie begleitenden thermischen Schwankungen zu deuten. Temperatureinflüsse sind es ja in letzter Linie, das lehren schon LAUTERBORNS bekannte Untersuchungen an *Anuraea*, welche die Cyclomorphyse regeln.

Aber noch tiefer greift die Gletscherzeit durch das Mittel der von ihr bedingten Tierwanderung und der folgenden Isolation in die Formgebung und damit in die Systematik niederer Wasserbewohner ein. Sie förderte Varietäten- und Artbildung. EKMAN drückt sich darüber folgendermaßen aus: Die ursprünglich arktisch-alpine Mischfauna der mitteleuropäischen Ebene wurde beim Aufhören der Eiszeit auf zwei getrennte Gebiete verteilt, ein nördlich-arktisches und ein südlich-alpines. Nach dieser Isolierung vom nördlichen Hauptteil der Fauna haben die südlich-alpine Tierwelt und die relikten Kolonien Mitteleuropas auch ihren eigenen Entwicklungsweg eingeschlagen. Dies führte zu einer gegenwärtig stattfindenden Ausbildung teils von morphologisch charakterisierten neuen Arten oder Varietäten, teils auch von biologisch gekennzeichneten Rassen.

An Beispielen und Belegen für diesen an die Eiszeit anschließenden und heute noch nicht beendeten Differenzierungsprozeß der ihren ursprünglich arktischen Lebensbedingungen mehr oder weniger entzogenen Glazialrelikte Mitteleuropas fehlt es nicht.

So macht es EKMAN sehr wahrscheinlich, daß der bekannte pelagische Tiefenbewohner *Bythotrephes longimanus* gegenwärtig im Begriff ist, sich in zwei Arten, eine nördliche und eine südliche, zu spalten. Der Bau des Auges, sowie eine Reihe anderer morphologischer und

biologischer Eigentümlichkeiten weisen der Art eine ursprünglich subarktische Heimat an, und lassen die var. *arctica* als ihre Primitivform erkennen. Sie lebt heute unter den günstigsten Bedingungen im nördlichsten Europa, im Süden dagegen befindet sie sich unter ihr ursprünglich fremden Verhältnissen. In die Schweiz und benachbarte Bezirke zog der Krebs sicher im Anschluß an die Eiszeit ein. Während er im nördlichen Skandinavien litoral sogar seichte Teiche und Tümpel bevölkert, nahm *Bythotrephes* in der neuen alpin-südlichen Heimat die sekundäre Lebensweise eines ausschließlich auf die limnetische Region der großen Seen beschränkten Tiefenbewohners an. Hand in Hand damit ging die morphologische Umbildung zu der von den Zoologen mit Unrecht als Stammart betrachteten südlichen Form.

Auch *Polyphemus pediculus* gilt EKMAN als ursprünglich arktische oder subarktische Art. Er sucht im Norden der primären Lebensweise treu bleibend das Ufer und die flachen Kleingewässer auf und erwächst zu viel bedeutenderer Größe, als in Mitteleuropa. Auf seinen südlichen Vorposten am Alpenrand befindet sich *Polyphemus* in morphologischer und biologischer Umformung, die sich auf Reduktion der Größe, Einschränkung der Fruchtbarkeit und Veränderung des Fortpflanzungszyclus erstreckt. In den Alpen selbst aber, in denen *Polyphemus*, nach KEILHACK, in der Dauphiné häufig Höhen von 2000 m erklimmt, behält die Cladocere den kurzen nordischen Cyclus der Generationen bei.

Die in Morphologie und Biologie so schmiegsamen Gattungen *Daphnia* und *Bosmina* liefern EKMAN weiteres Material, um die Entstehung neuer Formen im Anschluß und unter dem Einfluß der Eiszeit zu demonstrieren. Der schwedische Zoologe gelangt auf diesem Weg zur Umbildung der Systematik der europäischen Daphnien mit Pigmentfleck und ohne Nebenkamm, und zu Schlüssen über den arktischen Ursprung dieser Entomostraken. Die auffallende Ähnlichkeit in Form, Farbe und Lebensweise zwischen den nordischen *abbreviata*-Formen und der hochalpinen *Zschokkei*-Gruppe läßt EKMAN genetische Beziehungen zwischen beiden vermuten. Erst nach Eintritt der räumlichen Trennung von der Stammform hätte *D. Zschokkei* ihre spezifischen Merkmale in der Richtung der Spina und in der Bewehrung der Abdominalkrallen erworben.

Auch für *Bosmina obtusirostris* des hohen Nordens und *B. coregoni* im Sinne BURCKHARDTS des Alpengebiets sind EKMAN, WESENBERG und STINGELIN geneigt einen gemeinsamen Ursprung anzunehmen.

Die Cladoceren liefern das trefflichste Material, wenn es sich

darum handelt, Entstehung neuer Formen als Folge räumlicher Trennung zu demonstrieren. Eingeschlossen in isolierte, wohlbegrenzte Wasserbehälter verlieren sie, besonders in den Seen des Alpenfusses, nicht selten die Fähigkeit, verbreitungsfähige Dauereier zu bilden. Die Parthenogenese beherrscht nun vollkommen die Artgeschichte und passiver Transport von See zu See wird unmöglich. Jetzt schreitet, vollständig nach außen abgeschlossen, jede Kolonie den eigenen Weg morphologischer Differenzierung und es entsteht jene Fülle von lokalen Formen und Varietäten, die uns G. BURCKHARDT und BREHM für Bosminen und *Daphnia hyalina* in den Randseen der Schweiz und der Ostalpen kennen lehrten.

Aber auch andere Tiergruppen traten unter dem Einfluß der Eiszeit und mehr oder weniger vollständiger Isolation ihrer Bestände in Formbildung ein.

Von den Copepoden erzeugte *Diaptomus graciloides* in den vom Verbreitungsbezirk der Stammart durch eine breite Zone getrennten Seen Oberitaliens die var. *padana*; der hochnordische *Diaptomus bacillifer* erscheint in den Alpen als var. *alpina*, in den Gewässern der Tatra als var. *montana*; der so stenotherm-glaziale *Cyclops strenuus* neigt nordisch und südlich-alpin zu divergierender Varietätenbildung.

Auch in Bächen und Quellen isolierte Eiszeittrikladen scheinen in Rassen- oder sogar Artbildung begriffen zu sein, ähnlich etwa, wie das für die Bythinellen der Waldbrunnen gezeigt wurde. ENSLIN möchte für *Dendrocoelum lacteum* zwei nur biologisch ausgeprägte Varietäten unterscheiden. Die eine stenotherm-glazial gebliebene Form lebt im kalten Bach, die andere sekundär angepaßt im warmen Teich.

Mehr Bedeutung dürfte die von MRAZEK, CHICHKOFF und STEINMANN festgelegte Tatsache besitzen, daß *Planaria alpina* an der Grenze ihrer Verbreitung, in Montenegro, Bulgarien und Süditalien, am äußersten Südsaum somit der glazialen Einflußsphäre, die Neigung zeigt, teratologisch anmutende, durch Vervielfältigung des Pharynx ausgezeichnete Artbildungen einzugehen. Inwieweit diese interessanten Prozesse sich durch die klimatische Geschichte der Eiszeit und des Postglazials erklären lassen, muß die experimentelle Forschung der Zukunft lehren.

Die stenothermen Glazialtiere hielten auch in milderer Gegenden möglichst zähe an ihren arktischen Lebensgewohnheiten fest. Sie suchen nach wie vor kaltes Wasser auf und werden so, wie gezeigt wurde, aus Ufertieren Tiefenbewohner, aus Geschöpfen der Ebene Tiere des Gebirgs. Auch die Fortpflanzung vollzieht sich weiter zur

Zeit der tiefen Temperatur. Sommerlaicher des Nordens und des Hochgebirgs vermehren sich im Flachland während des Winters. Auf die in die kalte Jahreszeit fallende Laichzeit der großen Mehrzahl der Salmoniden und von *Lota* braucht nur noch hingedeutet zu werden.

Cyclops strenuus, ein durch strenge Stenothermie gekennzeichnetes Glazialrelikt, vermehrt sich in den Hochalpen, die er in größter Individuenfülle weitverbreitet belebt, am ausgiebigsten im Sommer. Unter den nordischen Bedingungen des Gebirgs behielt der Krebs seine normale Fortpflanzungszeit bei. In den Gewässern der Ebene dagegen treten die Schwärme des Tiers in reichster Entfaltung und stärkster Vermehrung mitten im Winter auf.

Als gutes Beispiel rückt auch in der Frage von Zusammenhang der Laichzeit und Glazialperiode *Planaria alpina* in die Reihe. Der Strudelwurm pflanzt sich in den Gewässern der Hochalpen und in den konstant kältesten Quellen des Mittelgebirgs heute noch jahrein jahraus geschlechtlich fort. Er hat im arktisch temperierten Medium die während der Glazialzeit wohl auch für die Ebene geltende Vermehrungsweise nicht aufgegeben. In den sich stärker erwärmenden Bächen des Flachlands und niederer Gebirgszüge, die der Planarie als exponierte Refugien dienen, tritt für das Tier Geschlechtsreife höchstens noch in den kältesten Monaten des Jahres ein. Die steigende Temperatur führte an solchen Lokalitäten zu ungeschlechtlicher Vermehrung durch Querteilung. In der an diese Vermehrungsweise sich anknüpfenden Degeneration und Erschöpfung wäre, nach STEINMANN, der letzte Grund des Aussterbens der Alpenplanarie in den wärmeren Rinnsalen zu suchen. So geht *Planaria alpina* dem Untergang entgegen, weil sie nicht befähigt ist, ihre Fortpflanzung den postglazialen thermischen Verhältnissen genügend anzupassen.

Zähes Festhalten an der arktisch-glazialen Stenothermie zwingt auch die niederen Krebse zu Wechsel von Wohnort und Lebensweise. In den Gebirgen Nordschwedens bevölkern die pelagischen Krustazeen südlich gelegener Seen in großer Zahl sowohl die Ufer umfangreicher Wasserbecken, als die flachen Teiche und kleinsten Tümpel. Für den Süden typische eulimnetische Arten, wie *Diaptomus laciniatus* und *Heterocope saliens*, leben in Nordskandinavien in den kleinsten Seichtgewässern des Gebirgs. Ähnliches gilt für die Hochalpenseen, in denen das Plankton auch die seichte Uferregion und den wenig tiefen Weiher erfüllt. In den wärmeren Seen des Alpenrands und der mitteleuropäischen Ebene aber ziehen sich die limnetischen stenothermen Krustazeen in das kühlere Gebiet des

freien Wassers zurück, so klar auf ihren nordischen Ursprung hindeutend. Dort bietet sich ihnen zugleich Gelegenheit, in vertikal verlaufender Wanderung während des Tags die kalten Wasserschichten der Seetiefe aufzusuchen.

BREHM sprach bei seinen Studien am Achenseeplankton zuerst den Gedanken aus, die regelmäßigen Tag- und Nachtwanderungen der limnetischen Tiere seien in letzter Linie durch Stenothermie bedingt. Es handle sich nicht um eine Flucht vor dem Licht, sondern um ein Zurückweichen aus dem am Tag sich erwärmenden Oberflächwasser in die kalten und tiefen Wasserschichten. Erst der regelmäßige Aufenthalt in der dunkeln Tiefe habe die Eigenschaft der Lichtscheu sekundär erzeugt. Primär seien die Planktontiere ebensowenig leukophob gewesen, wie die im strahlenden Sonnenlicht lebenden Uferbewohner der Hochgebirgsseen. Auch diese ziehen sich im Wasserbecken der Ebene aus thermischen Gründen in die kalte Tiefe zurück.

BREHMS Ausführungen finden in den Beobachtungen von EKMAN ihre beste Stütze. Die lichtscheuen Arten des südlichen Gebiets entbehren in den Gewässern Nordschwedens der Leukophobie. Die Planktonten führen dort keine Vertikalwanderungen aus. Dauernd tiefe Temperatur erlaubt ihnen ununterbrochenen Aufenthalt an der Wasserfläche und am Ufer. So konnte sich auch keine Lichtscheu im Anschluß an den Aufenthalt in der dunkeln Tiefe herausbilden.

Sekundäre biologische Erwerbe modifizierten auch die zyklische Fortpflanzung und den Generationsverlauf der ursprünglich glazialen Cladoceren und Copepoden in Zentraleuropa. Sorgfältige Vergleichung zwischen Nord und Süd ergab für den Wechsel von Parthenogenesis und zweigeschlechtlicher Zeugung im arktischen Skandinavien und im gemäßigten Europa beträchtliche Divergenzen. In den Gewässern der nordschwedischen Hochgebirge, in bedeutender Erhebung über dem Meere, stellt sich die Generationenfolge der Cladoceren als monozyklisch dar. Die in den höchsten Tümpeln lebenden Kolonien verkürzen den Zyklus soweit, als es sich mit der Beibehaltung der Parthenogenesis überhaupt verträgt. Nur die erste, aus den Dauereiern hervorgehende Generation setzt sich aus jungfräulichen Weibchen zusammen. ZOGRAF berichtet sogar, daß im Pamirgebiet vom Eisbruch bis zur Neubildung der Eisdecke sich die Cladoceren während des ganzen kurzen Sommers nur durch Dauereier vermehren unter vollständiger Ausschaltung der Parthenogenesis.

Der ganze Fortpflanzungsgang der monozyklischen Cladoceren drängt sich nicht selten auf einige kurze Wochen zusammen.

Polyphemus pediculus und die arktische Stammform von *Bythotrephes*

longimanus besitzen in ihrer nordskandinavischen Heimat, die ihnen ursprüngliche und günstige Lebensbedingungen bietet, ebenfalls nur eine parthenogenetische Generation. Das aktive Leben ihrer Kolonien wird schon nach der ersten Sommerhälfte durch Dauereibildung abgeschlossen.

Ein ganz anderes Bild der Fortpflanzungszyklen bietet sich in der zweiten, seit der Glazialzeit bezogenen Heimath der nordischen Cladoceren, in Mitteleuropa und am Alpenrand. Wie die Körpergröße sich reduziert, so nimmt auch die Fruchtbarkeit und die Zahl der gleichzeitig erzeugten Sommereier bei diesen Entomostraken im südlichen Wohngebiet beträchtlich ab. Die dadurch bedingte Gefahr des Untergangs der Spezies der unter ungünstigeren Lebensbedingungen stehenden Cladoceren aber findet ein Gegengewicht in der Einschiebung einer größeren Zahl parthenogenetischer Generationen in den Gang des Zyklus. Die monozyklischen Formen des Nordens schlagen in Zentraleuropa den polyzyklischen und endlich sogar den azyklischen Weg ein.

Für *Polyphemus pediculus* zeigten noch jüngst STROHL und KEILHACK, in Bestätigung älterer Beobachtungen WEISMANN'S, daß der Krebs in Mitteleuropa jeden Sommer zwei Perioden zweigeschlechtlicher Fortpflanzung durchläuft. Die größere Anzahl parthenogenetischer Generationen im Zyklus südlicher Kolonien mancher Cladoceren gelten EKMAN und KEILHACK als eine sekundäre Anpassung an die längere Dauer der warmen Jahreszeit. *Polyphemus* indessen, als hocharktisches Tier, fügte sich den Bedingungen des Südens nicht durch Vermehrung der parthenogenetischen Generationen, sondern durch Verdopplung des Jahreszyklus. Reminiszenzen an den arktischen Wohnort der Vorfahren leben im Generationsverlauf des Krebses weiter.

Als Gegenstück zum Verhalten der Cladoceren im Pamirgebiet mag die schon geschilderte Generationenfolge von *Daphnia hyalina* und *Bosmina coregoni* in den Randseen des Alpenfusses gelten. Eine Winterruhe tritt in jenen Seebecken nicht ein. Die Dauereibildung unterbleibt, und die Parthenogenesis herrscht unumschränkt. Im einen Wohnbezirk bilden sich nur befruchtete, im anderen südlichen nur unbefruchtete Eier. Im Norden monozyklisch und periodisch auftretende Arten werden so am Fuß des zentraleuropäischen Hochgebirgs azyklisch und perennierend.

Der nach WEISMANN'S Annahme ursprüngliche Modus der abschließlichen Vermehrung der Cladoceren durch befruchtungsbedürftige Eier tritt bei den durch die Gletscher nach Süden geschobenen Kolonien schrittweise zurück, um endlich in einigen Fällen bei Bos-

minen und Daphnien der subalpinen Seebecken ganz zu verschwinden. Er wird ersetzt durch die sich sekundär einstellende Parthenogenese.

Ähnlich vermehrt sich, wie gezeigt wurde, *Planaria alpina* in der kalten Quelle sexuell, im wärmeren Bach dagegen asexuell durch Teilung.

Leider beschränken sich die Beobachtungen über die Fortpflanzung der Cladoceren in den Hochalpen auf vereinzelte Fälle. Eine Parallelarbeit zur Abhandlung EKMANS über die nordschwedischen Verhältnisse bleibt für die Alpen einstweilen ein Wunsch.

Immerhin verraten die vereinzelten Notizen über die Generationenfolge alpiner Cladoceren bereits Anklänge an den hohen Norden. So wurde schon betont, daß KEILHACK bei *Polyphemus* der Dauphiné-Alpen den monozyklischen Generationengang des arktischen Skandinaviens wieder fand. Verkürzung des Zyklus, Anbahnung monozyklischer Verhältnisse an Stelle von polyzyklischer Folge fiel auch mir bei neueren Untersuchungen von Cladoceren hochgelegener Wasserbecken auf.

Damit verbindet sich wieder, was auch STINGELIN im Gotthardgebiet beobachtete, gegenüber der Ebene im Hochalpensee eine an nordische Verhältnisse erinnernde Steigerung der Fruchtbarkeit.

In neuester Zeit ist ISSAKOWITSCH im Gegensatz zu WEISMANN, STROHL und KEILHACK auf experimentellem Wege zur Ansicht gelangt, daß die Art der Generationenfolge der Cladoceren in engem Zusammenhang mit den momentan herrschenden Lebensbedingungen stehe. Der Autor wendet sich gegen die Annahme, daß die zweigeschlechtliche Vermehrung der Cladoceren unabhängig von äußeren Einflüssen an bestimmte Generationen gebunden sei.

Es liegt kein Anlaß vor, hier in die noch nicht abgeschlossene Kontroverse näher einzutreten. Denn ob die eine oder andere Meinung sich in der Folge als richtig erweisen wird, die Verschiedenheit in der zyklischen Entwicklung der arktischen und mitteleuropäischen Cladoceren bleibt bestehen, und der Ursprung der Fortpflanzungsdivergenz kann am besten als Folge der Glazialzeit und der sie begleitenden Klimaschwankungen und Tierwanderungen gedeutet werden. Dabei wird die Frage vorläufig nicht berührt, ob eine direkte Regelung des Zyklus durch die äußeren Lebensbedingungen heute noch stattfindet oder nicht.

Manche Diaptomiden (*Diaptomus laciniatus*, *D. graciloides*, *D. denticornis*, *D. laticeps* und nach BREHM wohl auch *D. gracilis*) vermehren sich im Norden fast oder ganz ausschließlich durch Dauereier. Diesen Modus faßt EKMAN als primär auf. Eine Erinnerung an die alten arktischen Existenzbedingungen würde in der durch HAECKER fest-

gestellten Tatsache liegen, daß *D. laciniatus* und *D. denticornis*, und nach E. WOLF *D. castor* und *D. coeruleus*, die Gewohnheit beibehielten, auch in südlichen Kolonien neben den erst sekundär erworbenen Subitaneiern, noch Dauereier zu erzeugen. Wieder würde also im Süden die Bedeutung der Dauereier auf die Stufe einer alten historischen Reminiszenz herabsinken. Die nordischen Diaptomiden und auch die boreale Form von *Cyclops strenuus*, (*C. scutifer*) durchlaufen ihre individuelle Entwicklung bis zur Eiproduktion in etwa zwei Monaten, während ihre Artgenossen Mitteleuropas zu denselben Wachstumsvorgängen die mehrfache Zeit brauchen. EKMAN bringt die schnelle Entwicklung im Norden als ursprünglich in Gegensatz zum langsameren, die südlichen Kolonien auszeichnenden Wachstum.

Wie die Geographie für den arktischen Ursprung der limnetischen Copepoden sprach, so weist auch die Biologie nach dem Norden als präglazialer Heimat dieser niederen Krebse.

Für stenotherme Glazialrelikte anderer Tiergruppen bedingen dagegen relativ höher temperierte Gewässer eine Beschleunigung der larvären Entwicklung. Als Beispiel mag die eigentümliche asselartige Larve der Fliege *Liponeura* gelten, die dem brausenden Bergbach morphologisch in wunderbarer Weise angepaßt, sich im Wogenprall durch Saugnäpfe an überfluteten Steinen festhält. Das Tier bewohnt die Bäche des Hochgebirgs und einzelne Refugien in den Wasseradern der Mittelgebirge. Im Gebiet der Hochalpen, umspült von immer kaltem Gletscherwasser, gedeiht die stenotherme Larve auch mitten im Sommer. Die steigende Temperatur der Mittelgebirgsbäche dagegen zwingt das Tier zu rascher Metamorphose und beschränkt das Vorkommen der Larve auf die ersten Frühlingsschneewochen.

Der Eiszeit, das erhellte aus unserer Darstellung, wohnt eine gewaltige schöpfende Kraft inne. Scheinbar Tod und Vernichtung bringend, erfüllte sie doch wieder das unter ihrer Herrschaft stehende Gebiet mit neuem blühendem Leben. Sie zwang die Tiere zu aktiver und passiver Wanderung und verteilte sie neu auf dem Festland, wie im Wasser. Zähes Festhalten an glazialer Stenothermie trieb die Trümmer einer eiszeitlichen Mischfauna in entlegene Schlupfwinkel und Refugien; Isolation und Anpassung an neue Verhältnisse brachte ihnen sekundäre Veränderung von Gestalt, Lebensgewohnheit und Fortpflanzung.

So wirkte die Vergletscherung auf Vorkommen und Verteilung, auf Bau und Biologie der Tiere, immer aber formend und schöpfend. Ihre biologische Gewalt wirkt bis heute mächtig nach.

Als die Eismassen endgültig nach den arktischen und alpinen Quellen zurückflossen, und die glaziale Fauna mit ihnen den Rückzug nach Norden und in die Berge und die Flucht nach den Refugien antrat, flutete von allen Seiten neues Tierleben in das vom Eise befreite Gebiet. Diese postglaziale Wiederbevölkerung, deren Tierwellen auch heute noch nicht zum Stillstand gekommen sind, mag nur andeutungsweise und in weitesten Zügen Schilderung finden.

Die ersten neuen Zuwanderer brachten gegen Abschluß der Vereisung wohl die gewaltigen Schmelzwasserströme, deren Wassermengen die Meere weithin aussübten. So wurde marinen Organismen der Übergang in den Fluß erleichtert oder ermöglicht. Ein reiches System von Lagunen, Kanälen und durch Wasserstraßen eng verbundener kalter Seen mag ihnen stufenweises Vordringen gestattet und die Bahn vom Meer in das Binnenland geebnet haben. Diesen Weg benützten wohl, wie angedeutet wurde, die nordischen Wanderfische, die Salmoniden, aber auch niedere Tiere, Cytheriden und Turbellarien, die ihre nächsten Verwandten vorwiegend in den Meeren des Nordens zählen.

Mit dem milder werdenden Klima isolierten sich die Salmoniden in den kalten Berggewässern und den kühlen Seen, marine Cytheriden und Turbellarien aber fanden eine Zuflucht in den Refugien der Glazialtiere, der Tiefe der subalpinen Becken, dem Hochgebirgssee am Gletscherrand, dem eiszeitlichen Moortümpel und der Quelle. So hielt in diese Lokalitäten ein äußerst fremdartiges Element von spätglazialen Zuwanderern aus dem Meer Einzug. Im Flachwasser aber lebten auch diese Relikte nur an sporadisch über einen weiten Raum ausgestreuten Örtlichkeiten weiter.

Die weitere postglaziale Besiedlungsgeschichte Mitteleuropas deckt sich mit der Geschichte des Klimas und der Landschaft. Nach den Ergebnissen von Geologie und Phyto- und Zoopalaeontologie unterliegt es keinem Zweifel, daß seit dem Rückgang der Gletscher bis heute in Mitteleuropa mehrfache und tiefgreifende klimatische Wechsel stattfanden. Über den Umfang und den Charakter dieser Schwankungen aber gehen im Einzelnen die Ansichten noch weit auseinander.

NEHRING läßt in der postglazialen Entwicklung Zentraleuropas auf die Zeit der Tundren oder der Lemminge die durch den Pferdespringer charakterisierte Phase der Steppen, und auf diese die Epoche der Wälder oder des Eichhörnchens folgen. A. SCHULZ will aus floristischen Untersuchungen auf zwei postglaziale Zeitabschnitte schließen, in denen die Sommer viel kühler und feuchter, die Gletscher der Alpen größer waren, als heute. Den kälteren Perioden

gingen jeweilen heißere Epochen mit langedauerndem und starkem Rückzug der Gletscher voran.

Zu den sichersten Forschungsergebnissen darf der Nachweis einer gegen den Schluß der Eiszeit einsetzenden und dieselbe überdauernden trockenen Steppenperiode gerechnet werden. Arktische Tundra und Steppe scheinen sich in Mitteleuropa während längerer Zeit berührt und vielleicht durchdrungen zu haben. Dafür sprechen Knochenfunde. Ähnlicher Ansicht neigt auch SCHRÖTER zu auf Grund der botanischen Ausbeute aus Torfmooren.

Über die Periode der Versteppung geben subfossile Säugetierreste aus Höhlen Aufschluß. In den von NÜESCH, STUDER, RÜTI-MEYER und HESCHELER so eingehend durchsuchten Höhlen bei Schaffhausen, dem Keßlerloch und dem Schweizersbild, lassen die Knochenreste ein Grab einer bunt zusammengewürfelten Tierwelt erkennen. Die erste Besiedlung beider Lokalitäten fällt in die Zeit des Rückgangs der Eisströme nach der letzten großen Vergletscherung, für das Keßlerloch etwa in die Epoche der Achenschwankung, für das Schweizersbild etwas später, gegen das Ende der Renntierzeit.

Zur Jagdbeute des postglazialen Menschen, der die schützenden Felsgrotten aufsuchte, gehörten zugleich Tiere der Tundra, der Steppe und des Waldes als Vertreter einer einheitlich geschlossenen Faunenperiode. Neben Formen aus den Alpen oder der Arktis, wie Renntier, Schneehase, Eisfuchs, Gemse, Moschusochse und Schneehuhn, ruhen die Reste von an weite, baumlose Flächen gebundenen Steppenbewohnern von Wildesel, Pferd, Springmaus und Ziesel. Viel spärlicher streuen sich die Knochen von Waldtieren ein als Überreste vielleicht einer älteren, durch die Eiszeit nicht ganz aus der Gegend vertriebenen Fauna, vereinzelt endlich die Trümmer großer Fleischfresser, die wohl nur gelegentlich und auf langer Wanderung die Gegend von Schaffhausen erreichten. Am Schweizersbild mit seiner Menge von Nagetierresten tritt der Steppencharakter der Fauna mehr in den Vordergrund; im Keßlerloch wird er überwuchert durch die Fülle arktisch-alpiner Tiere. Nur *Spermophilus rufescens* erscheint dort als reines Element der Steppe.

Am Oberrhein herrschten beim Rückgang der Gletscher ähnliche landschaftliche und faunistische Verhältnisse, wie sie NEHRING für das heutige, subarktische Sibirien eingehend beschreibt. Die Tundra wechselt mit der Steppe und mit zerrissenen Waldbeständen, und in der Fauna mischen sich die Tiere aller drei Formationen. Von Ort zu Ort drängt sich das eine oder andere Element mehr oder weniger hervor.

Den Beginn der Versteppung datiert NEHRING zurück in den Zeitabschnitt nach der Hauptvergletscherung. Fauna und Flora der

Steppen soll sich interglazial aus dem Osten nach Mitteleuropa bewegt haben. Diese östliche Organismenwelt überdauerte mit vielen lokalen Schwankungen die Gletscherperiode, hielt sich nach Abschluß derselben noch längere Zeit und strömte endlich, Relikten bei uns zurücklassend, getrieben durch neue Klimaveränderung nach Osten zurück.

Auf interglaziale Versteppungsvorgänge weisen die so weitverbreiteten und gewaltigen Lößablagerungen, deren Entstehung GUTZWILLER mit Sicherheit in den Zeitraum zwischen den beiden letzten großen Vergletscherungen verlegt, und deren Bildung mit vieler Wahrscheinlichkeit auf äolische Tätigkeit zurückgeht. Das Material der Lößbänke besteht aus feinem, durch heftige Winde zusammengewehem Sand; es entstammt in letzter Linie den Moränen und glazialen Schotterablagerungen.

Mit der Versteppung öffneten sich die Tore Mitteleuropas weit für östliche und nordöstliche Zuwanderer. Doch nur in wenigen Fällen läßt sich mit Sicherheit entscheiden, ob sie interglazial oder postglazial eingetroffen seien. Die Mehrzahl der heute in Zentraleuropa heimischen Steppenrelikte dürfte sich erst nach dem endgültigen Rückfluß der Gletscher in unserem Gebiet eingestellt haben. Denn die Fundorte dieser Tiere liegen oft genug so, daß der letzte große Vorstoß der Gletscher sie mit Eismassen überdecken mußte, der Lebewelt Untergang bringend.

Wenn die zeitliche Ankunft der Steppentiere schwer bestimmbar bleibt, so schwinden dagegen mit den Fortschritten einer wissenschaftlichen Faunistik die Zweifel über die ost-westliche Richtung der Einwanderung. Die nach Westen laufenden Verbreitungslinien treten immer deutlicher zu Tage.

Eine Menge von Schmetterlingen Mitteleuropas entstammen dem Osten. SPEISER verzeichnet solche östliche Formen von den Torfbrüchen Ostpreußens und C. KELLER kennt sogar aus dem Tessin *Doris Apollo* vom Altai, *Tomicus cembrae* und *Aceridium sibiricum* aus Sibirien.

Auch im Wasser Mitteleuropas leben die Spuren östlicher Einwanderung aus der Zeit der Versteppung in der Form relikter Kolonien weiter.

Gestützt auf tiergeographische Befunde schafft EKMAN eine Gruppe spät- oder postglazialer Einwanderer aus dem Nordosten. Er zählt zu ihnen, neben einigen Phyllopoden, auch *Bosmina obtusirostris* und *Polyphemus pediculus*. Beide genannten Formen aber dürften nach neueren Resultaten der Faunistik und Systematik eher den nordisch-arktischen Glazialtieren zuzurechnen sein.

BREHM betrachtet als interglaziale, zur Zeit der Versteppung eingewanderte Ankömmlinge die Estheriden, *Diaptomus zachariasii* und die diesen Copepoden regelmäßig begleitende *Asplanchna syrix*. Der *Diaptomus* besetzt heute noch in häufigem Vorkommen Ungarn und schiebt westliche Vorposten bis in die Steiermark. Bei Halle steht eine abgeschnittene Kolonie, deren Isolation zu morphologischer Umgestaltung führte. Auch *Diaptomus tatricus* in den Almtümpeln von Lunz in Niederösterreich sieht BREHM als die am Ostrand der Alpen stehengebliebenen Rückzugskolonien einer einst weiter nach Westen verbreiteten Vorfahrenform an. So gestalten eingewanderte Steppentiere die Fauna ostalpiner Seen mannigfaltig und bringen sie in einen gewissen Gegensatz zur mehr einförmigen Wassertierwelt der Westalpen.

Von der Steppeneinwanderung des Ostens muß eine postglaziale Zuwanderung südlicher Tiere unterschieden werden. Botanische Befunde sprechen deutlich dafür, daß seit dem Rückgang der Gletscher in Mitteleuropa während längerer Zeit ein an Trockenheit und Wärme die Jetztzeit übertreffendes Klima herrschte. Für diese xerotherme Epoche zeugen in die heutige Flora eingesprengte wohlumschriebene xerophile Pflanzeninseln, Fragmente einer einst ausgiebig verbreiteten Flora, der heute zu weiterer Ausdehnung die nötigen Lebensbedingungen fehlen. Ob die Versteppung und die xerotherme Periode zeitlich zusammenfallen und ob trockene und warme Epochen sich postglazial mehrfach wiederholten, kann hier unerörtert bleiben. Dagegen darf betont werden, daß auch die Zoologie xerophile Tierinseln mitten in der allgemeinen Fauna des Walds und der Wiese kennt. Ihr Vorkommen und Umfang deckt sich mit demjenigen der Wärme und Trockenheit liebenden Kolonien meridionaler Pflanzen.

In der Schweiz liegen die xerothermen Faunenbezirke in der heißen Talspalte des Wallis, an den warmen Reben- und Wiesenhängeln des Genfersees, an den waldlosen, südwärts gerichteten und so der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzten Halden der Juraketten von Genf bis Schaffhausen. Sie umgrenzen sich scharf gegen die umgebende Tierwelt des Waldes und der Wiese und nehmen, wie mediterrane Oasen, eine ziemlich mannigfaltige Fauna auf, der Wärme und Trockenheit erstes Lebensbedürfnis ist. Die nächsten Verwandten der xerothermen Tiere leben oft in weiter Ferne des Südens, Südwestens und Südostens. So entdeckte FOREL in einer Wiese mitten im sonnenreichen Rebgebiet des Genfersees die Ameisen der Riviera *Camponotus aethiops* und *Plagiolepis pygmaea*. Insekten der verschiedensten Ordnungen, Myriopoden und Spinnen, besonders aber xerophile Schnecken charakterisieren diese eigentümlichen, wie Inseln

aus dem Gebiet der Wald- und Wiesenfauna auftauchenden Bezirke. Viele der Xerothermen können nur in einer Zeit größerer Wärme und Trockenheit ihre heutigen, abgeschnittenen Wohnsitze erreicht haben. Sie erscheinen somit als zersprengte Relikte einer früher weiter und allgemeiner verbreiteten Tierwelt, die der fallenden Temperatur und der Ausbreitung des Waldes zum Opfer fiel und Spuren bis heute nur an sonnenbestrahlten und baumlosen Südhalden zurückließ. Eine Reihe zoogeographischer Tatsachen, so führt STOLL in einer lesenswerten Abhandlung aus, sprechen für die einstige Existenz einer xerothermischen Periode im Sinne BRIQUETS, mit warmem, trockenem, kontinentalem Klima. Noch heute, sagt SIMROTH, liegen die Abhänge des gewaltigen piemontesischen Halbrundes, dessen Eckpfeiler Monte Rosa, Montblanc und Monte Viso heißen, in der xerothermen Versteppung, während an den Gipfeln die Glazialzeit fortdauert.

Neue klimatische Schwankungen, Zunahme der Feuchtigkeit und Abnahme der Wärme ließen in Mitteleuropa die Wälder über weite Gebiete sich dehnen. Damit hielt auch die europäisch-asiatische Wald- und Weiherfauna ihren Einzug. Noch hat sich der Zufluß aus allen Himmelsrichtungen nicht erschöpft, die zentraleuropäische Tierwelt, aus den verschiedenen Elementen noch nicht vollkommen gleichmäßig gemischt. Asien sendet von Osten her noch Steppenbewohner, der Süden schickt mediterrane und xerotherme Formen, und auch von Westen und Norden her ist die Besiedlungsbewegung noch in Fluß.

Aus dem Süden breiten sich fortwährend bis in die neueste Zeit manche Schmetterlinge (*Melanargia galathea*) und Vögel (*Serinus hortulanus*, *Emberiza calandra* und *E. hortulana*) weiter nach Norden aus; aus Sibirien stammt der vor kurzer Zeit in Europa eingedrungene Falter *Tephroclystia sinuosaria*. Von Osten her unternahm auch *Dreissensia* die Wiedereroberung des von ihr schon früher besetzten und dann verloren gegangenen zentralen Europas.

Aus den Steppengebieten Asiens drang gegen Zentral- und Westeuropa der Hamster vor. Seine heutige Verbreitung läßt den bei der Wanderung eingeschlagenen Weg deutlich erkennen. Einstweilen fehlt der Nager noch in Ost- und Westpreußen, in Südwestdeutschland und der Schweiz. Den Rhein überschritt er erst an wenigen Stellen; die Maas bildete die Westgrenze seines Wohnbezirks bis in die 90er Jahre des letzten Jahrhunderts. Der Hamster erscheint somit als ein östlicher Eindringling neuerer Zeit, dessen Zug nach Westen noch fortdauert. Vielleicht gilt ähnliches vom Landblutegel *Xerobodella lecomtei*. Er steht in Steiermark und Niederösterreich,

in den karnischen und julischen Alpen, in den Karawanken und dem Karst, fehlt dagegen Tirol, der Schweiz und dem französischen Hochgebirge, trotzdem auch dort sein Träger, der schwarze Bergmolch (*Salamandra atra*) weite Verbreitung genießt.

Das Tal der Rhone und der Donau stellen für die Tierströme heute noch Einfallspforten nach Mitteleuropa dar. Bergwälle aber verhindern als trennende Schranken die vollständige Mischung der aus verschiedenen Gebieten stammenden Züge. Noch bilden die Alpen, wie einst, eine feste und für manche Tiere unübersteigbare Mauer zwischen Nord und Süd. In den Seen des nördlichen Gebirgsrandes bleiben die Coregonen zurück, am Südhang aber stehen die Schlangen, Eidechsen und Frösche des Mittelmeergebiets, denen es höchstens gelang vereinzelte Vorposten über die Berge in das Rhonetal und bis gegen den Rhein zu senden. Hoch in die Südtäler der Alpen dringen die zum Teil xerothermen Sendboten des Mittags vor, von denen als wohlbekannte Charaktertiere *Mantis religiosa*, *Helix cingulata*, *Scorpio europaeus*, *Acridium italicum* und *Scutigera coleoptrata* gelten mögen.

Aber nicht nur zwischen Nord und Süd bilden die Alpen eine trennende Tiergrenze, das Hochgebirgsland verzögert auch den Vormarsch der Fauna aus dem Osten und Südosten nach dem Westen und Nordwesten. Langsam sich bewegende, flügellose Festlandbewohner, Schnecken, Tausendfüßer und Spinnen setzen ihren Zug westwärts noch weiter fort. Scharfgezogene Gebirgslinien umgrenzen, vielleicht nur für kurze Zeit, ihr heutiges Verbreitungsgebiet. An Versuchen, die Wälle zu übersteigen, fehlt es nicht.

Die hohen Bergketten zwischen Rhein und Inn in Graubünden bedeuten eine Trennungslinie, an der die Diplopoden, Schmetterlinge und Heuschrecken des Ostens und Südens vorläufig Halt machen. Auch die Verbreitung der Landschnecken in den sich vielfach kreuzenden Tälern und auf den Bergjochen Bündens bietet das Bild langsamer Verschiebung, unterbrochen von kurzem Stillstand, der eine noch weiter schreitende Mischung endgültig nicht zu hindern vermag.

Am Wall der Alpen brechen sich seit dem Rückzug der Gletscher die Tierwellen verschiedener Herkunft und daher wechselnder Zusammensetzung. Die einen umspülen nur den Fuß des Gebirges, andere branden hinauf bis an Gipfel und Kamm, und mehr als eine Welle wirft ihre Gischt über die Joche und Pässe.

Im ganzen aber gehört Mitteleuropa heute der aus mancherlei Elementen gemischten Waldfauna. Aus ihr ragen, als Zeugen früherer Zeiten und Klimate, die Relikteninseln des Gletschers, der Steppe und des xerothermen Südens.

Während die postglazialen Tierwellen über Mitteleuropa dahinfluteten, vollzogen sich in den Ostseegebieten, dem Fenoskandien RAMSAYS, gewaltige säkulare Niveauverschiebungen. Die Hebungen und Senkungen wurden in mancher Hinsicht bestimmend für die nordeuropäische Tierverteilung und bewirkten wieder durch Isolation und Veränderung des Mediums vielfache morphologische und biologische Umbildungen.

Aus dem spätglazialen, bereits der Abschmelzungsperiode angehörenden arktischen Yoldiameer, das über Ladoga und Onega mit dem Eismeer in offener Verbindung stand, wurde durch Hebung der weitgedehnte, ausgesüßte Ancylus-Binnensee. Das Landeis reichte nicht mehr an die mit Birken, Espen und Fichten bewachsenen Ufer. Eine neue Senkung öffnete dem Meer weiten Zugang über den Sund und über die Belte, so daß sich der Ancylussee in ein Mittelmeer von höherem Salzgehalt als die heutige Ostsee verwandelte. In dieser relativ warmen Litorinazeit bedeckten Eichenwälder Fenoskandien. Allmähliche weitere Verschiebungen führten zum heutigen Zustand.

Die zoologisch-faunistische Geschichte jener Epoche sich folgender Veränderungen schrieben in vorzüglicher Weise THIENEMANN für *Planaria alpina*, EKMAN in Schweden, WESENBURG in Dänemark, SAMTER und WELTNER in Norddeutschland für die relikten Organismen der Seen. Alle diese Autoren stützten sich, um zu historischen Schlüssen zu gelangen, auf ein sorgfältig gesichtetes Material zoogeographischer und biologischer Tatsachen.

So zeigt THIENEMANN wie die Alpenplanarie schon zur Yoldiazeit Rügen erreichte, im Anfang der Ancylusperiode ihren Wohnbezirk am weitesten ausdehnte und sich vor der Wärme der Litorinaepoche in die kalten unterirdischen Gewässer zurückzog. EKMAN geht den durch Tierrelikte gekennzeichneten Spuren der postglazialen Hebungs- und Senkungsphasen in den schwedischen Seen nach, und auch WESENBURG findet im dänischen Furesö die Reste von drei zeitlich sich folgenden marinen Tiereinwanderungen. Die relikten Eismeerkrabbe *Mysis oculata* var. *arctica* und *Pontoporeia affinis* wanderten von Norden in das Yoldiameer ein, paßten sich an das süße Wasser des Ancylussees an und flüchteten sich beim Anbruch der Litorinazeit von Osten her auch in den Furesö.

Zu ähnlichen Schlüssen gelangten SAMTER und WELTNER über den zeitlichen und örtlichen Ursprung von *Mysis*, *Pontoporeia* und *Pallasiella* in den Seen Norddeutschlands, besonders in der pommerischen Madü, einem Wasserbecken, das gleichzeitig alle drei Relikte beherbergt.

So bieten der Norden und das Zentrum Europas zoologisch seit dem Abschluß der Vergletscherung principiell ein ähnliches Bild. Tierströme oder Tierwellen, in letzter Linie bedingt durch geologische und klimatische Veränderungen, fluten über das Land. Ihr Ursprung ist örtlich sehr verschieden. Manche entstammen den Meeren des Nordens, und die stärksten von ihnen erreichen heute noch den eisbedeckten Kamm der Alpen.

Wanderung und damit Umbildung brachte der Tierwelt die diluviale Vergletscherung. Sie mischte Fremdes, trennte Gleichartiges und würfelte Heterogenes zu neuen Faunen bunt durcheinander.

Wanderung beherrscht ununterbrochen auch das Postglazial als unmittelbare Folge und Nachwirkung teilweise der Zeit starker Vereisung. Und heute gehen die faunistischen Verschiebungen, die Auflösungen und Neugruppierungen lokaler Tiergesellschaften stetig weiter.

In allem aber erfüllt sich von neuem der alte Satz, daß die Geschichte der Erde zum Schicksal ihrer Bewohner wird.

Nachtrag. Wenige Tage nach der Stuttgarter Versammlung erschien WESENBERG-LUNDS ausgezeichnetes Werk »Plankton Investigations of the Danish Lakes«, etwas zu spät leider, um in meinem Referat noch Berücksichtigung finden zu können. Es ist dies umsomehr zu bedauern, als der dänische Hydrobiologe in einem eigenen Abschnitt die Beziehungen der Süßwasserplanktons zur Eiszeit bespricht. Mit vollem Recht warnt WESENBERG davor, von der Bezeichnung »Glazialrelikt« allzu raschen und ausgiebigen Gebrauch zu machen; besonders die biologischen Kriterien seien mit aller Vorsicht zu verwenden. Nur nach sorgfältigster Prüfung aller Faktoren dürfe der Titel »Relikt« ausgeteilt werden und auch dann in der Regel nur, wenn mehrere verschiedenartige Gründe für die Reliktnatur eines Organismus sprechen. Er beleuchtet kritisch die für den Reliktencharakter der Lebewesen angeführten Merkmale.

Das Süßwasserplankton betrachtet WESENBERG als eine sehr alte biologische Einheit; seine dem Einflusse der Vergletscherung und den folgenden Klimaschwankungen ausgesetzten Teile erlitten in der Verbreitung, der Morphologie und der Biologie mancherlei Veränderungen. Auch in diesem Punkte stimme ich WESENBERG zu, wenn ich auch da und dort die Grenzen dieser Veränderungen etwas weiter ziehen möchte. Dazu führt mich übrigens zum großen Teil die allgemein gefaßte Definition, welche ich dem Begriff »Glazialrelikt« gebe.

Herr HAECKER machte eine Reihe geschäftlicher, auf den Verlauf der Versammlung bezüglicher Mitteilungen und bot den Versammelten einen von der Stadt in freundlicher Weise zur Verfügung gestellten Führer von Stuttgart an, wofür der Herr Vorsitzende dem anwesenden Herrn Stadtvertreter den besonderen Dank der Versammlung aussprach.

Die Herren LAMPERT und FRAAS (Stuttgart) gaben orientierende Erläuterungen über die Einrichtung des zoologischen und paläontologischen Museums, deren reiche Schätze dann am Nachmittag von 3—6 Uhr von den Mitgliedern der Gesellschaft unter Führung der genannten beiden Herren besichtigt wurden.

Zweite Sitzung.

Mittwoch, den 10. Juni 9—1 Uhr.

Der Herr Vorsitzende stellte den nächstjährigen Versammlungsort zur Wahl. Einladungen liegen vor von Frankfurt, Greifswald und Basel. Für Freiburg mußte die schon im vergangenen Jahr ergangene Einladung aus äußeren Gründen zurückgezogen werden und Herr Prof. ZSCHOKKE (Basel) verzichtete schon vor der Versammlung zu gunsten der früher ergangenen Einladungen, sprach jedoch die Erwartung aus, daß die D. Zool. Ges. in einem späteren Jahr und hoffentlich recht bald Basel als Versammlungsort wählen möchte. Als nächstjähriger Versammlungsort wurde Frankfurt a/M. gewählt, nachdem Herr F. WINTER die Einladung mündlich wiederholt hatte. Herr WINTER sprach dann auch, wie gleich hier erwähnt werden soll, gegen Ende der Sitzung den Dank der Frankfurter Zoologen für die Wahl von Frankfurt aus und lud zu recht zahlreichem Besuch der nächstjährigen Versammlung ein. Der Herr Vorsitzende gab nochmals den Dank der Gesellschaft für die an sie ergangenen freundlichen Einladungen, sowie der Hoffnung Ausdruck, daß auch diejenigen Orte bald Berücksichtigung finden können, bei denen es bis jetzt nicht möglich war.

Im Anschluß hieran stellte Herr R. HERTWIG (München) den Antrag, bei Gelegenheit derjenigen Versammlung, welche der statutenmäßigen Vorstandswahl vorausgeht, eine orientierende Vorwahl abzuhalten. Dadurch soll die bei dem bestehenden Wahlmodus stets eintretende starke Stimmenzersplitterung möglichst vermieden und eine Orientierung über die bei der endgültigen Wahl in den Vorstand zu wählenden Mitglieder gegeben werden.

Herr SPENGLER (Gießen) schlägt vor, den Wahlmodus dahin zu ändern, daß der Vorsitzende als solcher und nicht nach der Majorität der für die einzelnen Vorstandsmitglieder abgegebenen Stimmzahl gewählt werde.

Herr HERTWIG weist darauf hin, daß dafür eine Änderung der Statuten nötig sein würde, die im Ganzen nicht erwünscht wäre. Herr HERTWIG möchte bei dieser Gelegenheit den Wegfall des überflüssig zeitraubenden und kostspieligen notariellen Aktes der Wahlfeststellung anregen.

Herr KORSCHULT (Marburg) schließt sich in letzter Hinsicht dem Herrn Vorredner an und schlägt vor, daß die Feststellung des Wahlergebnisses durch den Vorsitzenden unter Hinzuziehung eines oder auch einiger ortsansässiger Mitglieder geschehen möge. — Bezüglich der Wahl des Vorsitzenden ist er für Beibehaltung des bestehenden Wahlmodus, den er für ausreichend hält und der sich bisher bewährt hat.

Herr HERTWIG neigt mehr einer besonderen Wahl des Vorsitzenden zu.

Der Antrag HERTWIG auf Einführung einer Vorwahl zur Feststellung der zu wählenden Vorstandsmitglieder wird von der Versammlung (durch Abstimmung) angenommen.

Herr HESSE (Tübingen) regt die Wahl einer besonderen Kommission an, welche die künftige Einrichtung der Vorstandswahl zu beraten und geeignete Vorschläge wegen ihrer Abänderung zu machen hätte.

Herr KORSCHULT macht auf die Schwierigkeiten aufmerksam, welche der Zusammentritt einer Kommission bietet und welche zu der Bedeutung der zu beratenden Angelegenheit in keinem rechten Verhältnis stehen. Er schlägt vor, dem Vorstand die Vorberatung der Angelegenheit zu überlassen.

Herr BÜTSCHLI (Heidelberg) macht den Vorschlag, zur Bildung dieser Kommission den Vorstand durch Hinzuwahl einiger Mitglieder der Gesellschaft auf 6—8 zu verstärken.

Der Antrag auf Bildung einer Kommission zur Beratung der Änderung des Wahlmodus wird von der Versammlung abgelehnt. Die Angelegenheit soll vom Vorstand beraten und bis zur nächsten Versammlung vorbereitet werden. Auf Anregung des Herrn Vorsitzenden wird beschlossen, daß dahingehende Vorschläge von Mitgliedern der Gesellschaft bis spätestens zum 1. November d. J. dem Schriftführer mitgeteilt werden sollen.

Da die event. Abänderung des Wahlmodus nicht Gegenstand der Tagesordnung der diesjährigen Versammlung ist, wird von der Ver-

sammlung auf weitere Anregung des Herrn Vorsitzenden nur vorläufig beschlossen, daß

1. der notarielle Akt künftighin bei der Wahlhandlung in Wegfall kommen soll (einstimmig angenommen),
2. der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden soll (mit erheblicher Majorität angenommen).

Darauf bezügliche Vorschläge sind bis zu dem obengenannten Termin an den Schriftführer zu richten.

Der Herr Vorsitzende weist auf Wunsch der Herren Dr. WUNDERLICH und Dr. O. JANSON (Köln) auf den Besuch der diesjährigen Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Köln hin und fordert zur Beteiligung an Vorträgen und Demonstrationen der zoologischen Sektion auf.

Auf Wunsch des Herrn Dr. WANDOLLEK (Dresden) macht Herr HAECKER auf die wissenschaftliche Abteilung der im Jahre 1909 in Dresden stattfindenden internationalen photographischen Ausstellung aufmerksam und legt darauf bezügliche Broschüren zur Benutzung aus.

Herr DOFLEIN (München): Antrag auf Einleitung einer Bewegung zum Schutz der Menschenaffen.

Einer Aufforderung von Herrn Prof. STROMER VON REICHENBACH folgend, beantrage ich, daß die D. Z. G. bei der Reichsregierung beantragt, daß

1. in den deutschen Kolonien das Abschießen von Menschenaffen verboten und Vorsorge für deren Hegung getroffen werde,
2. im Zusammenhang damit womöglich in Kamerun ein Wildreservat für Urwaldtiere geschaffen werde,
3. in diesem Reservat eine zoologische Tropenstation mit zoologischem Garten gegründet werde, zur Hegung und Züchtung von Menschenaffen und anderen Urwaldtieren, Süßwassertieren der Tropen usw. nicht nur aus den deutschen Kolonien, sondern auch aus anderen Tropengebieten, sowie zum Studium der Schädlinge, Krankheitserreger usw. der Tropen.

Herr WOLTERECK (Leipzig) bemerkt dazu ad 3., daß bereits ein Plan des Kartells der Akademien bestehe und dem Reichskanzler unterbreitet sei, in Ostafrika eine biologische Station am Meere zu errichten und daß der Gedanke naheliege, diese Station mit einer (vielleicht transportablen) Süßwasserstation zur Erforschung der Seen in Verbindung zu setzen. Es dürfte sich empfehlen, um eine Zersplitterung der Kräfte zu vermeiden, Fühlung mit dem Akademienkartell

zu suchen. Andererseits sei es notwendig, sich mit der Biolog. Station in Amani (Geh. Reg.-R. STUHLMANN) ins Einvernehmen zu setzen.

Hierauf verliert der Schriftführer in Vertretung des leider verhinderten Verfassers den

Bericht des Herausgebers des »Tierreichs«,
Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin).

In meinen letzten Berichten über die Fortschritte des »Tierreichs« habe ich schon darauf hingewiesen, daß das Arbeitsprogramm durch die Inangriffnahme eines Nomenklators der Gattungen und Untergattungen erweitert worden ist. Die Sorge für dieses zweite Unternehmen, das schon seit drei Jahren die verfügbaren Kräfte und Mittel in erheblichem Maße beansprucht, ist Ursache, daß die Herausgabe des »Tierreichs« eine Verzögerung erfahren hat, die zwar an und für sich sehr bedauerlich ist, aber kaum umgangen werden kann, wenn eine nicht gering zu schätzende Aufgabe des »Tierreichs« künftighin erfolgreich durchgeführt werden soll. Da das angefangene Unternehmen zunächst als Hemmnis für den Fortgang des »Tierreichs« von einschneidender Bedeutung geworden ist, aber auch weil die Fortschritte, die es bisher gemacht hat, einen Abschluß in nicht allzuweiter Frist erwarten lassen, erlaube ich mir heute über dieses Unternehmen etwas ausführlicher zu berichten.

Es bedarf wohl keiner weiteren Erörterung, daß eine Liste aller wissenschaftlichen Namen, die für Gattungen und Untergattungen in der Zoologie angewandt worden sind, zu den dringlichsten Bedürfnissen der heutigen Systematik gehört, wenn diese den Anforderungen der internationalen Abmachungen über die Namengebung der Gattungen und Arten gerecht werden will. Ich erinnere daran, daß die letzte zusammenfassende Liste solcher Art, welche die Literatur bis zum Jahre 1879 berücksichtigt, von SCUDDER vor 26 Jahren herausgegeben wurde. Als wichtige Ergänzung zu SCUDDERS »Nomenclator zoologicus« ist der »Index zoologicus« von C. O. WATERHOUSE zu bewerten, der die Namen, welche die Register des Zoological Record für die Jahre 1880 bis 1900 bringen, zusammengestellt und eine Anzahl Namen hinzugefügt hat, die von SCUDDER und den Registern des Zool. Record nicht aufgenommen worden waren. Es wäre gewiß schon eine dankenswerte Aufgabe, diese beiden nomenklatorischen Werke, nämlich SCUDDERS Liste, die etwa 60,000 generische Namen enthalten mag, und WATERHOUSES »Index« mit seinen 40,000 Namen, zu einer Liste zu vereinigen und durch die Namen, die seit 1900 im Zool. Record registriert worden sind, bis auf die jüngste Zeit zu vervollständigen. Dem Systematiker läge dann eine einzige Liste vor, die um so mehr

zu schätzen wäre, als SCUDDERS Werk im Buchhandel kaum mehr erhältlich ist. Allein eine solche, verhältnismäßig leicht zu bewirkende Zusammenstellung der Gattungsnamen würde dem Bedürfnisse des heutigen Systematikers in einigen sehr wichtigen Punkten durchaus nicht entsprechen. Die Ursache dafür würde vor allem darin liegen, daß die Anwendung des Prioritätsgesetzes seit dem Erscheinen der älteren nomenklatorischen Werke von AGASSIZ, MARSCHALL und SCUDDER eine viel präzisere geworden ist. Die Anforderungen, denen man bei der Zusammenstellung einer neuen Liste gerecht werden müßte, sind sogar recht weitgehende. Die Hinweise der genannten älteren Autoren auf Veröffentlichungen, die vor dem Jahre 1758 erfolgten oder die Grundsätze der LINNÉschen Nomenklatur nicht anwandten, müßten geprüft und erforderlichen Falls durch zutreffende ersetzt werden. Ferner wäre es ein Erfordernis, daß die aus jüngerer Zeit stammenden, leider nicht zahlreichen nomenklatorischen Werke, die sich auf einzelne Gruppen beschränken, berücksichtigt würden, um der erwünschten Vollständigkeit der Liste näher zu kommen. Solche weitere Vergleichen decken aber eine überraschend große Menge von grundsätzlichen Unstimmigkeiten auf, deren Bewältigung infolge der noch immer bestehenden Unvollkommenheit unserer nomenklatorischen Bestimmungen eine recht schwierige Aufgabe darstellt. Daß bei einer neuen Zusammenstellung der Namen technische Fehler, die in den bisherigen Listen recht störend waren, vermieden werden müßten, erscheint selbstverständlich. Bezüglich der Fehler solcher Art, wie sie SCUDDERS Nomenklator zeigt, verweise ich auf die sehr zutreffende Kritik von A. C. OUDEMANS im Zool. Anzeiger vom Jahre 1885 (v. 8 p. 744). Zu den technischen Fehlern wäre es auch zu rechnen, daß der Index von Waterhouse auf den Zool. Record durch Angabe des Berichtsjahres verweist, anstatt die Bandzahl des Record und das Jahr der Veröffentlichung des betreffenden Namens anzugeben.

Aus der Ausmerzung der Fehler grundsätzlicher Natur, von denen ich nur einige heraushob, würde schon eine recht erhebliche Arbeitslast erwachsen, jedoch würde diese weit übertroffen von der mühevollen und zeitraubenden Arbeit, die eine Kritik der Einzelheiten verursacht. Es ist äußerst bedauerlich, daß durch kritiklose Kompilation ohne Prüfung der Originalstellen eine Unsumme von Fehlern in die Listen der registrierten Namen eingeschmuggelt und so ein Ballast geschaffen wurde, dessen man sich schwer entledigen können wird. Dazu kommt noch, daß Tausende von Namen bisher ohne ausreichenden direkten Hinweis auf die betreffende Veröffentlichung oder sogar ohne jede weitere Angaben registriert wurden. Es er-

gibt sich demnach aus Allem, daß die Neubearbeitung eines Nomenklators der Gattungen vor einer Aufgabe steht, deren Bewältigung nur in Etappen zu erreichen ist.

Unter Berücksichtigung aller Umstände, insbesondere der großen Dringlichkeit einer neuen umfassenden Liste wurde daher für diese ein Programm festgesetzt, dessen Durchführung in absehbarer, verhältnismäßig kurzer Frist möglich ist. Nach diesem Plan wird jeder Name nur mit einem gekürzten Hinweis auf seine erste Veröffentlichung gebracht, so wie es SCUDDER in seinem »Universal Index« getan hat. Dieser Hinweis besteht aus dem Familiennamen des Autors, der Jahreszahl, der übergeordneten Gruppe (Ordnung, Klasse oder Stamm) und einer oder mehreren Chiffren, welche diejenigen nomenklatorischen Werke bezeichnen, aus denen die weiteren Angaben über die Veröffentlichung, zu ersehen sind. Es erschien zweckmäßig, die von SCUDDER gebrauchten Chiffren für die Nomenklatoren von AGASSIZ, und MARSCHALL, für den Zool. Record und SCUDDERS »Suppl. List« beizubehalten. Bei der Wahl weiterer Belegstellen schien eine gewisse Einschränkung geboten. Es wurden demnach von den seither erschienenen nomenklatorisch bedeutsamen Werken als Belegstellen gewählt: der Zool. Anzeiger, der Index zool. von C. O. WATERHOUSE, der Index animalium von SHERBORN, der Index Gen. Mammalium von PALMER, der Index Gen. Avium von F. H. WATERHOUSE mit dem Nachtrag von RICHMOND, der Index of Foraminifera von SHERBORN. Als wichtigste Grundsätze wurden folgende festgesetzt: die in den angeführten nomenklatorischen Werken registrierten Namen sind sämtlich aufzunehmen; zu jedem Namen treten die Chiffren aller auf ihn bezüglichen Belegstellen, soweit diese unmittelbar Auskunft geben. Chiffren derjenigen Belegstellen, die nicht über die erste, sondern eine spätere Veröffentlichung Auskunft erteilen, werden durch den Druck unterschieden: Die Chiffer fällt weg, wenn die Unrichtigkeit der Angaben der Belegstelle nachgewiesen wird. Unstimmigkeiten der Belegstellen sind nach Möglichkeit aufzuklären. Möglichst weitgehende Vollständigkeit ist durch Kontrolle wichtiger systematischer Werke anzustreben. Besonders hervorzuheben wäre noch, daß eine umfassende Liste solcher Art nur die nomenklatorische Einführung berücksichtigen kann, nicht aber die Übertragung von Namen, da die Darstellung einer Geschichte der Gattungen und ihrer Namen dem Fachmann für ein Spezialwerk überlassen werden muß.

Auf diese, wie ich glaube, vorläufig im wesentlichsten gekennzeichnete Art kann eine Liste geschaffen werden, die dem dringlichsten Bedürfnisse einigermaßen entspricht und noch eine handliche Form behält. Es ist nämlich zu berücksichtigen, daß die seit 1758,

dem Erscheinen der 10. Ausgabe von LINNÉ'S *Systema naturae*, bis zum Jahre 1907, also in einem Zeitraum von 150 Jahren eingeführten Gattungsnamen auf 120 000 bis 140,000 zu schätzen sind, und daß ihre Liste in der angegebenen kurzen Anführung bei übersichtlicher Druckanordnung einen stattlichen Band von etwa 80 Bogen bilden dürfte. Nach dem Vorbild von SCUDDERS Nomenklator wird auch diese Gesamtliste einer Ergänzungsliste bedürfen, d. h. eines Verzeichnisses, welches als Belegstelle für diejenigen Namen dient, für welche die anderen, oben erwähnten Belegstellen nicht herangezogen werden können. Diese Ergänzungsliste wird nach dem Muster des »Nomenclator generum et subgenerum« ausgeführt, der seit mehreren Jahren die Lieferungen des »Tierreichs« begleitet. Der Abschluß beider Listen ist für das nächste Jahr geplant, sodaß die Drucklegung im Jahre 1910 in Angriff genommen werden dürfte.

Der Vorsitzende spricht namens der Versammlung dem Herrn Prof. F. E. SCHULZE als dem Herausgeber des »Tierreichs« für den der Gesellschaft erstatteten Bericht den besten Dank aus.

Vortrag des Herrn JOHANNES MEISENHEIMER (Marburg):

Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden.

(Mit 2 Figuren im Text.)

Als ich vergangenes Jahr an die Experimente herantrat, über welche ich hier in ihren Ergebnissen und Folgerungen berichten will, war in mir die Überzeugung vorherrschend, daß sich ein Abhängigkeitsverhältnis der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen nachweisen lassen müsse, wenn man nur genügend stark in den Organismus eingriffe, wenn man experimentell Geschlechtsdrüsen und sekundäre Merkmale in einen möglichst schroffen Gegensatz zu ihrem ursprünglichen gegenseitigen Verhältnis setze.

Eine erste Möglichkeit hierzu bietet die Kastration, wo also eine der beiden Gruppen, die Geschlechtsdrüse, entfernt wird. Für die Arthropoden, welche uns hier ausschließlich beschäftigen sollen, lagen von experimentellen Untersuchungen bisher nur die Kastrationsversuche von OUDEMANS (1899) an *Ocneria dispar* und von KELLOGG (1904) an *Bombyx mori* vor. Sie ergaben übereinstimmend die völlige Wirkungslosigkeit der Kastration auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale, obwohl deren Differenzierung sich im wesentlichen erst nach der Vornahme der Operation vollzog. Ich selbst stellte eine sorgfältige Nachprüfung an, indem ich — zunächst

gleichfalls an *Ocneria (Lymantria) dispar* — systematisch auf der dritten, vierten und fünften Raupenperiode die Kastration an beiden Geschlechtern ausführte, mit dem Ergebnisse, daß ursprüngliches Männchen ein Männchen, Weibchen ein Weibchen blieb. Außer an *Ocneria dispar* operierte ich namentlich noch mit Erfolg an *Orgyia*-Arten, wo der Geschlechtsdimorphismus infolge der verkümmerten Flügel der Weibchen besonders stark ausgeprägt ist, der Erfolg war der gleiche. Die Kastration auf den jüngsten Stadien bereits vorzunehmen, ließ die von mir angewandte Operationsmethode vermitteltst Scheere und Pinzette nicht zu, indessen hoffe ich in diesem Jahre, wo ich die kaustische Methode gebrauchte, schon an kaum ausgeschlüpften Räupecchen die Kastration mit Erfolg durchgeführt zu haben und so eine wünschenswerte Ergänzung meiner vorjährigen Erfolge bieten zu können.

Zu den primären Geschlechtscharakteren zählen wir außer den Geschlechtsdrüsen auch noch die inneren Anhangsdrüsen und Ausführungsgänge. Ihr Einfluß auf die sekundären Geschlechtscharaktere war nun des weiteren zu prüfen, zumal HERBST (1901, Formative Reize) eine aktive Einwirkung derselben als nicht unmöglich hinstellte. Zum näheren Verständnis meiner Ergebnisse muß ich ein wenig auf Einzelheiten eingehen und bespreche zunächst das männliche Geschlecht. In der Anlage der Geschlechtsorgane sind in der Raupe zwei getrennte Komplexe wohl von einander zu scheiden, einmal die eigentlichen Geschlechtsdrüsen im 5. Abdominalsegment, von denen die Vasa deferentia ausgehen, und zweitens das sog. HEROLD'sche Organ auf der Ventralseite des 9. Abdominalsegmentes, welches teils ectodermaler, teils mesodermaler Natur ist und nach innen an die Vasa deferentia anschließt, nach außen sich mit der Körperoberfläche verbindet. Es enthält dieser Komplex die Anlagen von Samenblasen, Nebendrüsen, Ductus ejaculatorius, Penis, Penistasche und Genitalklappen. Durch einen Einschnitt auf der Ventralseite des 9. Abdominalsegmentes gelang es mir nun, nach vollzogener Kastration auch dieses HEROLD'sche Organ an seiner Basis abzuschneiden und aus dem Körper zu entfernen, ohne daß die Raupe in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt wurde. Das Ergebnis war in bezug auf die innere Organisation des definitiven Falters ein sehr radikales. Vom innern Geschlechtsapparat, der bei einfacher Kastration niemals auch nur im geringsten in seiner Entwicklung beeinträchtigt erscheint, fehlten außer den Hoden vollständig Samenblasen, Nebendrüsen und Ductus ejaculatorius und nur winzige Stücke der Vasa deferentia, welche gemäß ihrer Lage zwischen Geschlechtsdrüsen und HEROLD'schem Organ der Operation nicht zugänglich gemacht

werden konnten, blieben erhalten (vergl. Fig. 1, vd.). Vom Begattungsapparat fehlten gänzlich Penis, Penistasche und Genitalklappen und nur der Chitinring (ch), welcher gewissermaßen als Träger des gesamten Begattungsapparates erscheint, war erhalten. Auch

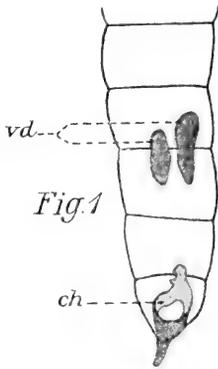


Fig. 1. Geschlechtsorgane eines männlichen Falters von *Ocneria dispar*, dem auf dem letzten Raupenstadium Hoden und HEROLD'sches Organ exstirpiert wurden.

seine Anwesenheit erklärt sich leicht, insofern er aus umgewandelten Teilen des 9. und 10. Abdominalsegmentes hervorgeht, die natürlich gleichfalls von der Operation nicht berührt wurden. Es waren also nun durch die beiden Eingriffe männliche Individuen geschaffen, deren innere Geschlechtsorgane auf ein fast absolutes Minimum zurückgeführt erschienen, und dies bereits zu einer Zeit (um die letzte Larvenhäutung), wo alle späteren sekundären Geschlechtsmerkmale noch durchaus undifferenziert waren. Trotzdem blieben die letzteren durchaus unbeeinflusst, die definitiven Falter waren typische, mit allen sekundären Geschlechtscharakteren wohl versehene Männchen. Eine Regeneration der operativ entfernten Teile des HEROLD'schen Organes habe ich nie beobachtet, wie weit das gleichzeitige Fehlen der Geschlechts-

drüsen hieran schuld hat, werden meine diesjährigen ergänzenden Experimente mir klarstellen.

Im weiblichen Geschlecht sind die entsprechenden Eingriffe weniger leicht durchzuführen, da hier die dem HEROLD'schen Organ entsprechenden Anlagen sich über mehrere Segmente ausdehnen und so stets nur teilweise zerstört werden können. Immerhin gelang es mir auch hier, einen sehr weitgehenden Ausfall der Anhangsdrüsen und Ausführungsgänge zu erzielen, mit dem gleichen Ergebnis, daß die ursprünglichen Weibchen äußerlich durchaus Weibchen blieben.

Aber noch eine weitere Möglichkeit war denkbar, in das ursprüngliche Verhältnis von primären und sekundären Charakteren einzugreifen, und zwar die Möglichkeit, nicht nur die eine dieser beiden Gruppen zu entfernen, sondern gleichzeitig durch das entgegengesetzte Geschlecht zu ersetzen. Der operative Weg dazu war die Transplantation, indem in männliche Raupen nach der Entfernung der Hoden Ovarien übertragen wurden, in weibliche Raupen dagegen Hodenanlagen. Die Übertragung beider Formen von Geschlechtsdrüsen gelang durchaus, insofern eine transplantierte Hodenanlage sich im weiblichen Körper zu einem voll ausgebildeten, von reifen

Spermatozoen strotzend gefüllten Hoden entwickelte, eine transplantierte Ovarialanlage sich im männlichen Körper zu einem typischen Ovarium ausbildete. Den letzteren Vorgang wollen wir im einzelnen etwas näher verfolgen. Die Ovarialanlagen sind zur Zeit der Vornahme der Kastration, also zwischen 2. bis 4. Häutung, noch winzig klein (von $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{2}$ mm Größe) und stellen kleine Plättchen dar, die sich aus vier Ovarialschläuchen mit noch durchaus undifferenziertem Zellenmaterial zusammensetzen. Durch die Transplantation wird nun die normale Entwicklung dieser Ovarialschläuche in keiner Weise aufgehalten, vollzieht sich vielmehr im männlichen Körper genau in der gleichen Form, wie im weiblichen, läßt also neben sehr beträchtlicher Größenzunahme vor allem die charakteristische Differenzierung in Eizellen und Nährzellen hervortreten. Der fertige männliche Falter enthielt dann schließlich in seinem Körper ganz normal ausgebildete Ovarien, die sich bis auf etwas geringere Größe, wie sie durch den beengten Raum im männlichen Körper erklärt wird, in nichts, auch nicht in der feinsten histologischen Struktur von den normalen, im weiblichen Körper herangewachsenen Ovarien unterschieden und sogar völlig reife Eier zur Ausbildung brachten.

Im einzelnen zeigten die durch die Transplantationen geschaffenen inneren Organisationsverhältnisse ein sehr mannigfaches Verhalten¹. Bei einseitiger Transplantation war nur der eine Hoden durch ein Ovarium ersetzt, zumeist aber wurde die Transplantation auf beiden Seiten vorgenommen, um einer etwaigen Reaktion möglichste Intensität zu verleihen, dann fanden sich neben den männlichen Ausführungswegen bei fehlenden Hoden zwei Ovarien vor. Dieselben zeigten nun zunächst das Bestreben, an den Schnittflächen ihrer Ovidukte miteinander zu verschmelzen, und diese Verwachsungstendenz war so stark, daß sie sogar auf die männlichen Vasa deferentia übergriff und zu einer festen Vereinigung der Endabschnitte der Eiröhrenstiele mit den Vasa deferentia führte. In einem Falle, wo ich die Vereinigungsstelle in eine Schnittserie zerlegte, erwies sich die Verbindung männlicher und weiblicher Abschnitte als eine derart innige, daß sogar die Lumina beider miteinander in Kommunikation getreten waren. Ein Längsschnitt durch diese Stelle ist in Fig. 2 dargestellt. Das Vas deferens (vd) ist im Längsschnitt getroffen, seine Wandung zeigt das charakteristische hohe Cylierepithel. Am oberen Ende ist das Vas deferens offen und mit seinen so entstandenen freien Rändern sind die viel dünneren Wände der Eiröhren-

¹ Vgl. hierzu meine vorläufige Mitteilung im Zoologischen Anzeiger, Bd. 32, 1907.

stiele (ei_1 , ei_2), von denen zwei im Schnitt getroffen sind, durch eine Verwachsungszone dunkler färbbaren Gewebes (v) verbunden. — Besonders hervorgehoben sei noch, daß die Ausbildung der männlichen Ausführwege und des Copulationsapparates durch die Gegenwart

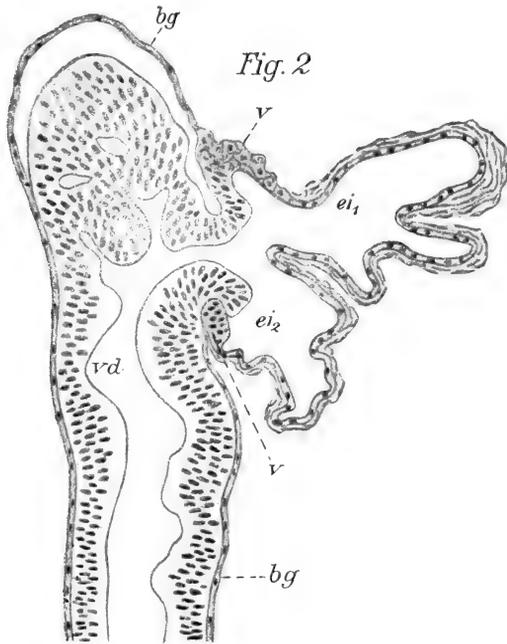


Fig. 2. Längsschnitt durch die Verwachsungsstelle des Vas deferens mit einem transplantierten Ovarium (aus einem männlichen Falter). *bg* bindegewebige Hülle, Erklärung der übrigen Bezeichnungen im Text.

der fremden Geschlechtsdrüsen in keiner Weise beeinträchtigt wird, sie entwickeln sich vielmehr durchaus normal, wie es bei Vorhandensein der homologen Geschlechtsdrüse der Fall ist.

Das wichtigste Ergebnis dieser Transplantationsversuche liegt darin, daß es durch sie gelang, typische innere Zwitterbildung hervorzurufen, darin bestehend, daß entweder neben den Ausführgängen des einen Geschlechts beiderlei Geschlechtsdrüsen vorhanden waren, oder aber daß neben den Ausführwegen des einen Geschlechts die Geschlechtsdrüsen des entgegengesetzten Geschlechts zugegen waren. Und wie verhielten sich nun gegenüber dieser inneren Zwitterbildung die sekundären Geschlechtscharaktere? Nun, genau ebenso indifferent wie vorher bei der einfachen Kastration, die ursprünglichen Männchen blieben typische Männchen, obwohl ihr Leib zuweilen strotzend von Eiern erfüllt war, die Weibchen blieben Weibchen. Die experimentell hervorgerufene innere Zwitterbildung vermochte

also in keinem Falle auch äußere Zwittererscheinungen hervorzurufen. Und dieses negative Verhalten ist um so auffallender, als das transplantierte Organ in durchaus lebenskräftigem Zustande in den fremden Körper eingeschaltet ist und in organischem Zusammenhang mit demselben steht. Es bezieht aus ihm seine Nährstoffe, es gibt seine Stoffwechselprodukte in den Säftekreislauf ab, es wird von Fettkörpergewebe und Tracheen eng umspinnen, und alles dies von außerordentlich frühen Jugendstadien an, wahrlich eine günstigere Gelegenheit zu einer Betätigung innerer Sekretion, wie sie in der Wirbeltierphysiologie jetzt eine so große Rolle spielt, konnte sich kaum bieten. Und weiter hatte eine solche innere Sekretion wohl kaum je Gelegenheit, ihre Gegenwart drastischer zu dokumentieren als hier, wo die zu beeinflussenden Körperteile, die sekundären Geschlechtscharaktere, noch durchaus latent sind und unter der unablässigen Einwirkung einer solchen inneren Sekretion des fremden Organes ihre Ausbildung durchmachen mußten. Nichts von alledem tritt in die Erscheinung, auch nicht im untergeordnetsten Maße ist eine innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen als beeinflussender Faktor der sekundären Geschlechtscharaktere während der ontogenetischen Entwicklung nachweisbar.

Mit einigen Worten möchte ich nochmals auf das Aussehen der von operierten Raupen stammenden Falter zurückkommen. Überblickt man nämlich das gesamte Material, so zeigt sich, daß im männlichen Geschlecht eine gewisse Tendenz zur Aufhellung der dunklen Normalfarbe besteht, während umgekehrt im weiblichen Geschlecht die weißliche Färbung eine Verdunkelung aufweist. Diese Abweichungen von der Norm gehen namentlich im weiblichen Geschlecht über die an sich sehr beträchtliche Variationsbreite hinaus. Wie ich glaube, sind diese Modifikationen der normalen Färbung durch Störungen des Gesamtorganismus, wie sie mit den Operationen verbunden sein müssen, hervorgerufen worden. Meine diesjährigen Experimente zielen auf eine weitere Klärung auch der hier zu Tage getretenen Erscheinungen ab.

Aber wie stellen sich nun zu den Ergebnissen des Experiments die morphologischen Befunde an natürlichen Zwittern? Sind es die letzteren, durch welche die so allgemein verbreitete Lehre eines Abhängigkeitsverhältnisses der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen eine Stütze erhält? Um möglichst präzise Vergleichspunkte zu gewinnen, beschränke ich mich hier durchaus auf die Arthropoden und will dabei eine Auswahl von solchen Fällen geben, wo neben der Beobachtung äußeren Zwittertums zugleich auch die inneren Geschlechtsorgane untersucht worden sind.

Denn nur dann können sichere Schlüsse auf das Verhältnis zwischen primären und sekundären Charakteren gezogen werden. Wir beginnen mit den Schmetterlingen, wo in der Tat einige Fälle von Zwittertum beschrieben sind, in denen innere Geschlechtsorgane und äußere Geschlechtscharaktere miteinander in ihrer Verteilung korrespondierten. So fand sich bei einem genau halbierten Zwitter von *Melitaea didyma* nach KLUG (1829)¹ auf der linken, äußerlich weiblichen Seite innerlich auch ein Ovarium vor, während die rechte, männliche Seite die männlichen Geschlechtsteile enthielt. Ähnlich verhielt sich ein Zwitter von *Gastropacha quercifolia* nach RUDOLPHI (1828), dessen linke, äußerlich männliche Hälfte im Inneren Hoden und männliche Geschlechtsgänge aufwies, während der rechten, weiblichen Seite ein rudimentäres Ovarium entsprach. Ein Zwitter von *Saturnia spini* war nach STANDFUSS (1899) rechts sowohl innerlich wie äußerlich männlich, links weiblich. Indessen, weit weniger scharf entsprachen sich schon innere und äußere Charaktere bei dem von WENKE (1906) beschriebenen, genau halbierten Zwitter von *Smerinthus populi*, wo innerlich männliche und weibliche Organabschnitte abwechselnd hintereinander gelagert waren. Noch bedeutender erscheint die Störung, wenn bei einem genau halbierten Zwitter auf der männlichen Seite zwar noch Hoden und der gesamte männliche Geschlechtsapparat entwickelt ist, auf der weiblichen dagegen die Ovarien völlig fehlen und nur die weiblichen Ausführungsgänge vorhanden sind. So bei einem Zwitter von *Dendrolimus fasciatellus* nach STADELMANN (1897). Ähnlich lagen die Verhältnisse bei einigen Zwittern von *Smerinthus populi*, wo in dem einen, von GERSTÄCKER Ende der sechziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts beschriebenen Falle auf der linken weiblichen Seite zwar in korrespondierendem Sinne ein ganz rudimentäres Ovarium nebst gleichfalls rudimentären weiblichen Ausfühwegen vorhanden war, rechts dagegen auf der männlichen Seite ebenfalls ein Ovarium, und sogar in stärkerer Ausbildung als auf der linken Seite, ausgebildet war, während von den männlichen Organen die Hoden völlig fehlten und nur Nebendrüsen und Ausfühwege entwickelt waren. Bei einem zweiten genau halbierten Zwitter von *Smerinthus populi* war nach TETENS (1892) ein symmetrisch zu beiden Seiten ausgebildeter Hoden und männlicher Geschlechtsapparat nachweisbar, während von den weiblichen Teilen sich nur rudimentäre Ausfühwege, aber keine Ovarien vorfanden. Und dies führt uns über zu den Fällen, wo bei äußer-

¹ Betreffs der genauen Literaturzitate wie auch hinsichtlich der erschöpfenden Behandlung der Literatur in diesen wie in den im folgenden noch zu behandelnden Fragen verweise ich auf meine spätere ausführliche Darstellung.

lich streng halbierten Zwittern innerlich nur das eine Geschlecht vertreten war. Einen solchen Fall beschreibt BERTKAU (1889) in einem Zwitter von *Lasiocampa quercus*, wo bei äußerlich fast genau halbiertes Zwitterbildung innerlich nur ein rudimentärer weiblicher Geschlechtsapparat entwickelt war, keine Spur dagegen von männlichen Organen; ein zweiter solcher Fall ist neuerdings durch WENKE (1906) in einem genau halbierten Zwitter von *Argyranis paphia* bekannt geworden, der gleichfalls einen rein weiblichen Geschlechtsapparat besaß.

Und hieran schließen nun in unmittelbarer Übereinstimmung Verhältnisse an, wie sie bei Zwittern aus anderen Insektenordnungen beschrieben worden sind. GERSTÄCKER beobachtete 1871 einen Zwitter von *Abia sericea*, einer Blattwespe, der äußerlich eine Mischung von männlichen und weiblichen Charakteren aufwies, innerlich dagegen rein weiblich war. In diesem Zusammenhange sind ferner vor allem die SIEBOLD'schen Untersuchungen an Zwitterbienen aus dem Jahre 1864 von großer Bedeutung, insofern durch sie eine unendlich mannigfach wechselnde Verteilung primärer und sekundärer Geschlechtscharaktere beider Geschlechter an demselben Zwitterindividuum festgestellt wurde, ohne daß primäre und sekundäre Charaktere sich in irgendeiner Weise entsprachen und miteinander in Einklang standen. Sie boten schon WEISMANN Veranlassung, im besonderen Zusammenhang mit seiner Determinantenlehre auf die Unabhängigkeit der somatischen Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen hinzuweisen.

Wichtiges Material für unsere Frage liefern endlich noch die Krebse. Hier kennen wir zunächst einige Fälle, wo ganz wie bei einigen Schmetterlingszwittern, volle Übereinstimmung in der Verteilung von primären und sekundären Geschlechtscharakteren bestand. So bei dem von NICHOLLS (1731) beschriebenen, äußerlich wie innerlich genau halbierten Zwitter von *Homarus vulgaris*, so bei einigen Phyllopodenzwittern (von *Eubranchipus* und *Daphnia*). Dem stehen gegenüber an anderen decapoden Krebsen beobachtete Fälle, wo bei rein weiblicher innerer Organisation äußerlich die typischen Charaktere des Männchens auftraten, so beispielsweise bei *Cambarus spinosus* nach HAY (1905).

Fassen wir alles zusammen, so lautet das Ergebnis: Es kann wohl in einzelnen Fällen die Verteilung von primären und sekundären Geschlechtscharakteren bei den Arthropoden zusammenfallen, häufig jedoch fehlt jegliche Übereinstimmung, ja treten bei ausgeprägter Halbierung des äußeren Körpers in zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Charaktere im Innern nur die Organe des einen Geschlechts

auf. Das letztere Verhalten ist das entscheidende, aus ihm kann unbedingt der Schluß gezogen werden, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere sich unabhängig von der Gegenwart der homologen Geschlechtsdrüse vollzog, daß mithin die primären Organe in der ontogenetischen Entwicklung nicht den formativen Reiz für die sekundären Charaktere abgaben. Mithin das gleiche Resultat, wie wir es aus dem Experiment gewonnen haben. Und endlich sind auch in einer dritten Gruppe von Erscheinungen, denen der »castration parasitaire« der dekapoden Krebse, neuere Untersucher, wie G. SMITH (1906) und POTTS (1906), zu ähnlichen Anschauungen gekommen.

Gewonnen haben wir dieses Resultat einzig und allein durch Betrachtung der Gliedertiere, wie steht es aber nun weiter mit den übrigen Tiergruppen, vor allem den Wirbeltieren, an denen ja stets in erster Linie das Wechselverhältnis zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren demonstriert zu werden pflegt. Das über die Wirbeltiere, namentlich die Säuger, vorliegende Material ist ein außerordentlich umfangreiches, es hat eine eingehende kritische Bearbeitung neuerdings vor allem durch HALBAN (1903) erfahren, und dessen Ergebnisse möchte ich hier kurz anführen. Er stellt zunächst fest — und dies stimmt genau mit meinen experimentellen Ergebnissen überein —, daß die Ausbildung der übrigen Genitalorgane durchaus unabhängig von der Gegenwart der homologen Geschlechtsdrüse sich vollzieht, er findet aber weiter, daß auch die sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Entstehung und Differenzierung nicht von der entsprechenden Geschlechtsdrüse abhängen. Höchstens ist die letztere zur vollen Entfaltung der homologen sekundären Charaktere notwendig, aber auch dies keineswegs immer. In ähnlicher Weise kommt HEGAR (1903) zu dem Schlusse, daß die Lehre von den korrelativen Beziehungen zwischen Keimdrüse und sekundären Geschlechtscharakteren nicht mehr haltbar ist, und ähnlich spricht sich VON NEUGEBAUR ganz neuerdings in seinem umfassenden erschöpfenden Werke über den Hermaphroditismus beim Menschen für letzteren selbst aus, und zwar auf Grund des gesamten vorliegenden kasuistischen Materials.

Mit dem Versagen des Prinzipes, die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere aus einem formativen Reize der primären Geschlechtsdrüsen abzuleiten, werden wir bei ferneren Versuchen, Aufklärung über ihre Entstehung zu gewinnen, dazu gedrängt, diese Aufklärung in weit zurückliegenden Entwicklungsperioden zu suchen. Sind primäre und sekundäre Charaktere ihrer Entstehung nach unabhängig voneinander, so muß es etwas drittes geben, das bestim-

mend für beide zugleich in ihrer Entwicklung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht ist. Für die primären Geschlechtsdrüsen wissen wir aus den Untersuchungen der neueren Zeit, daß ihre Bestimmung schon außerordentlich früh, wahrscheinlich schon im jungen Ei erfolgt, ähnliches wird dann mit ziemlicher Sicherheit auch für die sekundären Geschlechtscharaktere Geltung haben. Es ist nun keineswegs meine Absicht, hier diese Fragen aufzurollen, ich will nur in scharfer Begrenzung meines Themas auf einige Momente hinweisen, die mir beim vergleichenden Studium der bisher bekannten Arthropodenzwitter besonders bemerkenswert erschienen und die vielleicht imstande sind, uns den Weg zu zeigen, auf welchem wir einer experimentellen Lösung näher treten könnten.

Eine überaus wichtige und bisher nur wenig beachtete Tatsache scheint mir darin hervorzutreten, daß bei halbierten Schmetterlingszwittern die beiden Hälften des Körpers nicht nur nach den Geschlechtern verschieden waren, sondern daß zugleich die beiden Körperhälften zwei verschiedenen Formen (Varietäten oder Arten) angehörten. Ich habe mir die betreffenden Vorkommnisse aus den Verzeichnissen von HAGEN (1861), BERTKAU (1889, 1891) und OSKAR SCHULTZ (1896, 1897) zusammengestellt und nicht weniger als etwa 30 Fälle unter cirka 750 Zwittern beschrieben gefunden. Besonders häufig ist die Erscheinung bisher bei einem Tagfalter, bei *Argynnis paphia*, beobachtet worden, wo also dann, um ein einzelnes Beispiel herauszugreifen, die rechte männliche Seite die Charaktere der *Argynnis paphia* var. *typica* trug, die linke weibliche Seite dagegen der var. *valesina* angehörte, also der Zwitter nach folgendem Schema gebaut war:

| | |
|------------------------|--------------------|
| <i>Argynnis paphia</i> | |
| links | rechts |
| ♀ | ♂ |
| var. <i>valesina</i> | var. <i>typica</i> |

Ich muß mir versagen, hier diese Fälle im einzelnen zu analysieren, nur auf den Fall möchte ich hier noch hinweisen, wo bei einem halbierten *Smerinthus*-Zwitter die rechte männliche Hälfte dem *Sm. ocellatus*, die linke weibliche dem *Sm. populi* angehörte. Es liegt der Schluß hier außerordentlich nahe, er ist im letzteren Falle sogar zwingend, daß es sich hier um Bastarde zweier Arten, bzw. Varietäten handelt, bei denen es nicht zu einer vollendeten Vereinigung männlicher und weiblicher Erbmassen kam. Die cytologisch möglichen Erscheinungen bei diesem Vorgang sind übrigens bereits von BOVERI (1902) und MORGAN (1905) mit besonderer Berücksichtigung des Bienenweises erörtert worden, von letzterem Autor

neuerdings (1907) auch für Schmetterlinge. Weshalb uns vor allem diese Fälle hier interessieren, liegt darin, daß aus ihnen der sichere Schluß gezogen werden kann, daß sowohl Eizelle wie Samenzelle bereits ein spezifisch ausgeprägtes Geschlecht mitbringen. Es wäre also, um das vorhin angeführte Beispiel des *Argynnis paphia*-Zwitters heranzuziehen, dieser Zwitter entstanden zu denken aus der unvollkommenen Vereinigung einer *var. typica*-Geschlechtszelle mit männlicher Geschlechtsbestimmung und einer *var. valesina*-Geschlechtszelle mit weiblicher Bestimmung. Leider ist keiner dieser Zwitter anatomisch untersucht worden, besonders wertvolle Schlüsse hätten gerade aus ihrer Anatomie für unsere Fragen gezogen werden können.

Von einem besonderen Interesse ist ferner die wiederholt beobachtete Tatsache, daß aus dem Gelege eines einzigen Weibchens eine größere Zahl von Zwittern hervorging. So lieferten im einen Fall zehn von der gleichen Mutter stammende Raupen von *Saturnia pavonia* zehn Zwitter (SPEYER, 1881), in einem anderen Falle gingen aus 35 von demselben Weibchen herstammenden Raupen derselben Art fünf Zwitter hervor (CASPARI, 1895), eine ähnliche Beobachtung machte STANDFUSS (1886) an *Aglia tau*, und ähnliches ist auch von Säugern bekannt. Es muß also die Tendenz zur Zwitterbildung in irgendeiner Weise bereits durch die im Mutterleibe herrschenden Verhältnisse hervorgerufen worden sein, sie muß dem Ei eingepflanzt gewesen sein, ehe es den Mutterleib verließ. Daß das Ei bereits von den Eltern die Bestimmung des Zwittergeschlechts aufgeprägt erhält, das geht ferner aus den Beobachtungen von STANDFUSS an Hybriden hervor, nach denen sich das auffällige Resultat ergibt, daß unter den abgeleiteten Hybriden, deren Eltern häufig schon starke Rückbildungen ihrer Geschlechtsorgane zeigen, wenigstens äußerliche Zwitter relativ häufig sind (unter 282 Individuen wurden 27 solcher Zwitterformen beobachtet). Bei primären Bastarden kommt erst auf einige tausend Individuen ein Zwitter, bei normalen Faltern erst auf viele Tausend ein solcher. Die geschwächte geschlechtliche Konstitution eines der beiden Eltern oder beider zugleich hat also zur Folge, daß die Nachkommen verstärkte Neigungen zur Zwitterbildung zeigen.

Ausgehend von dem Versuche, äußere Zwitterbildung aus dem Zusammenhange zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren zu erklären, sind wir nun zu der Einsicht gelangt, daß der eingeschlagene Weg nicht direkt zum Ziele führt. Wollen wir eine Erklärung finden, so müssen wir auf den jugendlichen Keim zurückgehen, und damit scheint das Problem in nächste Beziehung

zu dem Problem der Geschlechtsbestimmung selbst zu treten. Die soeben erörterten Tatsachen geben uns mancherlei Anhaltspunkte dafür, in welcher Richtung sich nun das Experiment weiter zu bewegen hat. Nötig war es aber auf alle Fälle, bevor man rationell zu solchen Experimenten schreiten konnte, festzustellen, ob jene so oft supponierte Abhängigkeit der sekundären Geschlechtscharaktere von den primären Geschlechtsdrüsen in der individuellen Entwicklung wirklich besteht oder nicht, und auf diese Frage glaube ich zunächst durch meine Experimente eine bestimmte Antwort in verneinendem Sinne gegeben zu haben.

Diskussion:

Herr HILZHEIMER (Stuttgart):

»Weist auf die neuen Untersuchungen von STEVENS hin, welche zeigten, daß bei Hennen, die mit subkutanem Hodenextrakt behandelt wurden, der Kamm eine männliche Ausbildung erlangte, die nach Aufhören der Behandlung wieder zurückging. Ebenso scheinen RÖHRIG's Beobachtung bei kastrierten Rehen für eine Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu sprechen. Allerdings scheinen danach nicht die Hoden, sondern die Epididymis das Ausschlaggebende zu sein.«

Herr MEISENHEIMER:

»Ausdrücklich beschränkte ich meine Ausführungen auf die Arthropoden, um so an einer Tiergruppe ein möglichst klares und einheitliches Resultat zu gewinnen. Immerhin glaube ich, daß auch die an Wirbeltieren gemachten Erfahrungen schließlich in irgend einer Weise sich mit diesen Ergebnissen werden in Einklang bringen lassen. Die STEVEN'schen Experimente sind mir bekannt, es muß hier durch die subkutanen Injektionen der Organismus sich in einem hochgradigen Reizzustand befunden haben, und möglicherweise genügt die Annahme eines solchen Zustandes schon, um die eingetretenen Veränderungen, welche ja im wesentlichen hypertrophischer Natur waren, zu erklären. Betreffs der RÖHRIG'schen Beobachtungen möchte ich wiederum auf die kritischen Ausführungen HALBAN's (1903) verweisen.«

»Herr KORSCHOLT weist auf die allgemeine Bedeutung der interessanten, von Herrn MEISENHEIMER gewonnenen Ergebnisse hin und macht noch besonders auf die Tatsache aufmerksam, daß trotz des langen Aufenthalts der Keimdrüsen des anderen Geschlechts im Körper und ihrer ganzen hier erfolgenden Entwicklung eine Beeinflussung der sekundären Geschlechtsmerkmale nicht erfolgt, während sie für

andere Objekte trotz der verhältnismäßig geringeren Einwirkung der andersartigen Keimdrüsen angegeben wird, nämlich (nach M. NUSSBAUM's wertvollen Untersuchungen) für die Fische und bei den ebenfalls mit Hodenübertragung angestellten bekannten Versuchen an Hühnern. Wie der Herr Vortragende schon betonte, kommen hierbei offenbar weitgehende Differenzen in der Entwicklungszeit der betreffenden Organe, d. h. ihrem früheren oder späteren Auftreten, vielleicht auch noch andere, bisher nicht genügend bekannte Faktoren in Betracht.«

Vortrag des Herrn HENNINGS (Karlsruhe):

Zur Biologie der Ipiden¹.

I. Die Generationsverhältnisse.

Die Tatsache, daß bei den Borkenkäfern meist 2 mal im Jahr, im Frühjahr und dann wieder im Sommer, frische Eiablage zu beobachten ist, veranlaßte EICHHOFF (1881) zur Aufstellung seiner sog. Generationentheorie, nach welcher die Mehrzahl der Ipiden 2 Generationen im Jahre hat, d. h. innerhalb von 12 Monaten 2 mal die Entwicklung vom frisch abgelegten Ei zum geschlechtsreifen, legebereiten Käfer durchläuft. Die wichtigste Voraussetzung dieser Theorie war die Kurzlebigkeit der Mutterkäfer, und in der Tat wurde zu EICHHOFFS Zeiten fast allgemein angenommen, daß diese die Ablage ihrer Eier nicht zu überleben vermöchten.

Die Allgemeingültigkeit der letzteren Hypothese wurde aber bald widerlegt; zunächst für die Curculioniden, bei denen eine ein- bis mehrjährige Lebensdauer und entsprechende Fortpflanzungsfähigkeit der Mutterkäfer für *Hylobius abietis* L. durch von OPPEN (1883, 1885, 1887) und für die Gattung *Pissodes* durch NÜSSLIN (1897) und MAC DOUGALL (1898) nachgewiesen wurde. Schließlich zeigte KNOCHE (1900, 1904), daß bei einigen Ipiden, (speziell bei *Myelophilus pini-perda* L. und *Hylesinus fraxini* F.) die Altkäfer ebenfalls langlebiger sind als man bisher angenommen, daß sie nach Absetzung ihrer ersten Brut einen der Regeneration ihrer Genitalien gewidmeten, sterilen »Regenerationsfraß« vollführen und dann an eine zweite Eiablage gehen, während die Jungkäfer nach der Entpuppung infolge ihrer noch nicht ausgereiften Geschlechtsorgane keineswegs sofort legefähig sind, sondern erst eines sterilen, der Ausreifung dienenden »Nachfrasses« bedürfen, der ev. bis zum Übergang in die Winterruhe währt. Mit der Verallgemeinerung dieser Befunde schien ide

¹ Der Vortrag wird nebst den Photogrammen der demonstrierten Fraßstücke an anderer Stelle ausführlich zum Abdruck gelangen.

EICHHOFFSche Generationentheorie widerlegt. Neuere Zuchtversuche und Beobachtungen erweisen aber, daß auch bei Berücksichtigung eventueller zweiter Bruten echte zweite Generationen wenigstens für die Mehrzahl der Borkenkäfer möglich ist, für eine große Anzahl sogar im Freien die Regel bildet. Hierauf hat schon NÜSSLIN (1904, 1905 a. b.) immer wieder hingewiesen, FUCHS (1907) bringt reiches Beweismaterial und meine eigenen Untersuchungen (1907a, c, 1908) sprechen gleichfalls dafür.

FUCHS (l. c.) hat unter Zugrundelegung der im Freien beobachteten Generationsverhältnisse die Ipiden in 3 biologische Gruppen geteilt: 1. Diejenigen, welche unter keinen Umständen doppelte Generation erzeugen: *Dendroctonus micans* Kug., *Hylesinus fraxini* F., die Gattung *Myelophilus* und die sogenannten Wurzelbrüter; 2. diejenigen, denen 2 Generationen besser zusagen als eine und die daher dort nicht mehr vorkommen, wo nur eine möglich wäre: die *Eccoptogasterinae* excl. *E. ratzeburgi* Jans.; 3. diejenigen, die je nach den äußeren Verhältnissen 1 oder 2 Generationen produzieren: hierher die Mehrzahl der Borkenkäfer, d. h. die *Ipinæ* und ein großer Teil der *Hylesininae*.

Ich habe schon früher (1907 a. 1908) darauf hingewiesen, daß die Generationszahl abhängig ist von einer Reihe anderer biologischer Momente, nämlich der Dauer der Eiablage, der Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien und von dem größeren oder geringeren Ausreifungsbedürfnis der Jungkäfer. Daher dürfte die Beobachtung der Ipiden im Freien kaum zur Aufstellung biologischer Gruppen genügen: ich habe sie unter künstlichen Bedingungen gezüchtet und möchte daraufhin nur 2 große biologische Gruppen unterscheiden, die ich kurz »die Beeinflußbaren« und die »Nichtbeeinflußbaren« nennen möchte. Die ersteren sind in ihrem ganzen biologischen Verhalten, d. h. in den obengenannten Einzelmomenten und damit natürlich auch in der Zahl ihrer Generationen abhängig von äußeren Einflüssen. Als solche lassen sich konstatieren: in erster Linie die Temperatur und die Feuchtigkeit der umgebenden Luft — hauptsächlich mit Variationen dieser beiden Faktoren habe ich experimentiert — ferner die Temperatur der Rinde und des Bodens, der Saftzustand des Brutholzes und ähnliches¹. Die Gruppe der »Nicht-Beeinflußbaren« ist mehr weniger unabhängig von äußeren Einflüssen, und beschränkt sich auf eine Generation, müßte also dieselben Arten

¹ Erwähnt sei, daß von den einzelnen Entwicklungsstadien die Larve sich am leichtesten, weniger leicht die Puppe und am wenigsten das Embryonalstadium beeinflussen, z. B. durch Erhöhung der Temperatur in der Entwicklung beschleunigen, durch ihre Erniedrigung zurückhalten läßt.

umfassen wie die erste Gruppe von FUCHS. Dies ist nun aber nicht der Fall: nach meinen Experimenten kann ich zurzeit nur *Eccoptogaster ratzeburgi* Jans. hierher zählen, der bei einer konstanten Temperatur von c. 22° C. und c. 60% Luftfeuchtigkeit keine Beschleunigung gegenüber der zur Vollendung einer Generation im Freien nötigen Zeit aufwies. Von den übrigen von FUCHS hierher gestellten zeigt *Dendroctonus micans* Kug. in seiner gesamten Biologie nach den neuesten Untersuchungen SEVERINS (1908) vielmehr Ähnlichkeit mit den *Curculioniden* speziell *Hyllobius abietis*, als mit irgend einem Ipiden; bei *Myelophilus piniperda* L. und *Hyl. fraxini* F. konnte ich die Jungkäfer in konstanter Temperatur von c. 24° C. bzw. 22° C. und 60% Luftfeuchtigkeit einige Wochen nach der Entpuppung zur Eiablage und damit zur Begründung der zweiten Generation schreiten sehen, und für einen Wurzelbrüter, *Hylurgus ligniperda* F. konstatierte KNOCHE (1908) sogar im Freien den Beginn einer zweiten Generation. Alle diese Formen gehören also in die Gruppe der »Beeinflußbaren«, zu denen ferner zu stellen sind die Gattungen *Eccoptogaster* (exclus. *E. ratzeburgi*), *Hylesinus*, *Hylastes*, *Polygraphus*, *Cryphalus*, *Pityophthorus*, *Pityogenes* und *Ips*. Die geringsten Ansprüche an die obengenannten äußeren Faktoren stellen die *Ipinæ*, und so kommt es, daß wir gerade Vertreter dieser Subfamilie am häufigsten auch im Freien 2 Generationen produzieren sehen. Andererseits gibt es unter den *Hylesininæ* einige Arten, wie *Myelophilus piniperda* L. (und auch wohl *minor* Htg.); *Hyl. fraxini* F. und *Hyl. oleiperda* F., die nur unter derart günstigen Bedingungen 2 Generationen zeigen, daß sie es im Freien unter den heutigen klimatischen Verhältnissen Deutschlands wohl stets nur auf 1 Generation bringen.

II. Der Ernährungsfraß.

Der sogenannte Regenerationsfraß der Altkäfer und der Nachfraß der Jungkäfer sind einander sehr ähnlich, indem sie beide steril sind, beide tief in den Splint greifen und beide in ihrer Form zwar variabel sind, dabei aber keine Übereinstimmung mit der Form des Brutfraßes der betreffenden Art zeigen. Da sie außerdem im Gegensatz zum Brutfraß, der in der Hauptsache der Erhaltung der Art dient, ausschließlich der Erhaltung des Individuums gewidmet sind, so lassen sie sich wohl als Ernährungsfraß zusammenfassen und jenem gegenüberstellen.

Der Nachfraß, derjenige Fraß also, den die Jungkäfer vom Augenblick der Entpuppung bis zur Erlangung der geschlechtlichen Reife bzw. der Legefähigkeit vollführen, ist am kürzesten bei den *Eccoptogasterinen*, wo er nur in einem Herausnagen aus der Puppen-

wiege ins Freie und dem Einbohren in frisches Brutmaterial besteht. Ausgiebiger ist er vielfach bei den *Hylesininae* und *Ipinac*; hier geschieht er bald von der Puppenwiege aus, bald erst nach dem Ausflug und Anflug an frischem Holz, und seine Form ist bald mehr plätzartig, bald mehr dendritisch. Das Experiment zeigt nun, daß hohe Lufttemperatur verbunden mit geringer Luftfeuchtigkeit diesen Nachfraß auf verhältnismäßig geringe Zeit beschränken, z. B. bei *Ips typographus* L., *sexdentatus* Boern., *curvidens* Germ. auf c. 9 Tage, bei *Myelophilus piniperda* L. und *Hyl. fraxini* F. auf einige Wochen. Umgekehrt läßt sich der Nachfraß durch niedere Temperatur und hohe Luftfeuchtigkeit sehr lange, ja fast beliebig lange ausdehnen. Durch geeignete Anordnungen des Versuches läßt sich ferner Nachfraß derselben Individuen sowohl am Ort der Geburt, wie — nach einem durch vorübergehende Temperaturerhöhung bewirkten Aus- und Überfliegen — am frischbeflogenen Brutholz hervorrufen. Schließlich kann man durch Zucht unter besonders ungünstigen Verhältnissen auch solche Arten zu einem Nachfraß an frischem Material veranlassen, bei denen bisher der Nachfraß im Freien nur an der Stätte der Geburt bekannt war. — Diese Abhängigkeit der Jungkäfer von äußeren Faktoren gibt die Erklärung für manche im Freien gemachten Beobachtungen.

Der sog. Regenerationsfraß soll den Altkäfern, soweit sie die erste Eiablage überleben, dazu dienen, die Genitalorgane zu regenerieren und ihnen dadurch die Möglichkeit einer zweiten Brut gewähren. Bei den *Eccoptogasterinae* überleben die Altkäfer die Eiablage überhaupt nicht oder doch nur so kurze Zeit, daß hier ein Regenerationsfraß und damit natürlich auch eine zweite Brut ausgeschlossen sind. Bei den 2 anderen Subfamilien besteht der Regenerationsfraß bald in einem sterilen Weiternagen des Brutganges, bald findet er erst nach Ausflug und Anflug an frischem Material statt, und wie der Nachfraß ist er bald mehr geweih-, bald mehr plätzförmig. Meine Experimente (mit *Hyl. fraxini* F., *H. crenatus* F., *Myel. piniperda* L., *Ips typographus* L., *sexdentatus* Boern., *acuminatus* Gyll., *curvidens* Germ. u. a.) ergeben, daß auch für das Verhalten der Altkäfer die obengenannten äußeren Faktoren maßgebenden Einfluß besitzen, indem bei niederer Temperatur und gleichzeitiger hoher Luftfeuchtigkeit die weitaus größte Mehrzahl der Altkäfer überhaupt zugrunde geht, bei hoher Lufttemperatur und geringer Luftfeuchtigkeit dagegen fast alle die Eiablage überleben und dann natürlich einen der Ernährung gewidmeten Fraß, eben den sog. Regenerationsfraß, vollführen. Soll aber auf diesen Fraß noch eine zweite, der ersten an Umfang ungefähr gleichkommende Brut

aller oder doch fast aller überlebender Altkäfer folgen, so bedarf es hierzu außer den genannten günstigen Momenten noch eines weiteren: trotz der allergünstigsten äußeren Faktoren schreitet bei völligem Abschluß des Sonnenlichtes nur ein verschwindend kleiner Prozentsatz der Altkäfer zu einer zweiten Eiablage; bei weitaus der größten Mehrzahl wird diese erst durch die direkte Insolation ausgelöst. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hierbei auch nur um die Wirkung der Temperatur, und zwar einer kurz währenden aber sehr intensiven Erhöhung der Rindentemperatur handelt.

Jedenfalls ist nicht, wie man bisher meinte, der Zustand der Genitalien allein ausschlaggebend für das Zustandekommen und die Ausdehnung des Ernährungsfraßes und der zweiten Altkäferbrut.

III. Der Witwenfraß.

Als »Witwenfraß« kann man wohl denjenigen Fraß bezeichnen, den begattete, aber nach der einmal vollzogenen Copula vom ♂ getrennte ♀♀ vollführen.

SCHEWYREUV (1905) war der erste, der durch direkte Beobachtung den Nachweis geliefert zu haben meinte, daß die Borkenkäfer ♀♀ der mehrfachen Kopulation bedürfen, um ihren gesamten Eivorrat abzusetzen, und dies gilt in der Tat nach meinen Experimenten (1907 a. b.) für einige Ipinen, so für *Ips typographus* L. und *sexdentatus* Boern. Hier befähigt jede einzelne Copula des ♀ nur zur Ablage einiger weniger (c. 10–14) Eier; erfolgt alsdann keine neue Begattung, so macht das ♀ typischen Ernährungsfraß. Anders aber bei einer Reihe weiterer Borkenkäferarten: bei der Gattung *Xyleborus*, deren ♂♂ überhaupt flugunfähig sind, muß sich notgedrungen das am Ort der Geburt befruchtete, dann ausfliegende und nun erst eierablegende ♀ mit einer einmaligen Kopulation begnügen; derartige Genügsamkeit zeigen auch *Hylastes glabratus* Zett. (nach NÜSSLIN 1904), *Cryphalus piceae* Ratxb. (nach NÜSSLIN 1907), *Myelophilus piniperda* L. (nach KNOCHE 1907 und HENNINGS 1907b) und schließlich, wie ich jetzt mitteilen kann, *Hyl. fraxini* F. und *Ips curvidens* Germ.

Ob sich aus diesem verschiedenen Verhalten der bisher untersuchten Arten auf einen durchgreifenden Unterschied zwischen den polygamen und den monogamen Ipiden schließen läßt, möchte ich noch dahingestellt sein lassen.

Literatur.

- EICHHOFF 1881. Die europäischen Borkenkäfer.
 FUCHS 1907. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der rindenbrütenden Borkenkäfer. München. Reinhardt.

- HENNINGS 1907. a) Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern I. *Tomicus typographus* L.
 b) Dasselbe II. Das Befruchtungsbedürfnis der Borkenkäferweibchen. a) und b): Naturwiss. Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft V.
 c) Beiträge zur Kenntnis der die Insektenentwicklung beeinflussenden Faktoren. Biol. Zentralblatt XXVII.
- 1908. Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern III. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. VI.
- KNOCHE 1900. Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Forstwiss. Zentralbl. XXII.
- 1904. Dasselbe. *ibid.* XXVI.
- 1907. Fortpflanzungsverhältnisse bei Borkenkäfern. *ibid.* XXIX.
- 1908. Über Borkenkäferbiologie und Borkenkäfervertilgung. *ibid.* XXX.
- MAC DOUGALL 1898. Über Biologie und Generation von *Pissodes notatus*; über *Pissodes piniphilus*. Forstlich-naturwiss. Zeitschr. VII.
- NÜSSLIN 1897. Über Generation und Fortpflanzung der *Pissodes*-Arten. Forstlich-naturwiss. Zeitschr. VI.
- 1904. Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. Forstwiss. Zentralbl. XXVI.
- 1905. a) Beiträge zur Generationsfrage der Borkenkäfer. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. III.
 b) Der Fichtenborkenkäfer *Tomicus typographus* L. i. J. 1905 in HERRENWIES und PFULLENDORF. *ibid.* III u. IV.
- 1907. Einmalige oder wiederholte Begattung bei Borkenkäfern, insbes. bei *Ips typographus* L. *ibid.* V.
- VON OPPEN 1883. Zur Lebensdauer des *Hylobius abietis*. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen XV.
- 1885. Untersuchungen über die Generationsverhältnisse des *Hylobius abietis*. *ibid.* XVII.
- 1887. Dasselbe. *ibid.* XIX.
- SCHEWYREUV 1905. L'énigme des scolytiens (russisch).
- SEVERIN 1908. Le genre *Dendroctonus*. Bull. Soc. centrale forest. de Belgique.

Vortrag des Herrn SPEMANN (Würzburg):

Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges.

Im vorigen Jahre konnte ich⁶⁾ die überraschende Tatsache mitteilen, daß bei *Rana esculenta* die Linsenbildung anders verursacht sei als bei *Rana fusca* und *Bombinator*. Während bei diesen letzteren Arten die Linsenbildung unterblieb, wenn aus der Medullarplatte die Augenanlage entfernt und damit die Bildung eines Augenbeckers verhindert oder verkümmert worden war, entwickelte sich bei *Rana esculenta* nach derselben Operation eine typische Linse aus der Epidermis. Bei *Rana fusca* und *Bombinator* bedürfen also die Zellen der Epidermis, welche normaler Weise die Linse liefern, hiezu zum mindesten der Mitwirkung des Augenbeckers, bei *Rana esculenta* nicht. Da eine solche Verschiedenheit zwischen so nahe verwandten

Arten höchst auffallend ist, so bleibt strengste Kritik zur Vermeidung von Fehlern bei Experiment und Schlußfolgerung geboten; dem sollten einige Experimente des letzten Sommers dienen, die ich zunächst besprechen möchte.

Für's erste galt es festzustellen, ob die augenlose Linse von *Rana esculenta* nicht wenigstens indirekt vom Auge abhängt, indem „die Linsenbildung auf der normalen Seite durch den Augenbecher ausgelöst wurde, und dann auf der operierten Seite, wo der Augenbecher fehlt, die Linse gewissermaßen als Pendant mit entsteht“ (6, p. 385 Anm.). Zur Entscheidung dieser Frage wurde bei einer größeren Anzahl von Neurulen die vordere Region der Medullarplatte mit der Glasnadel herausgeschnitten, möglichst vollständig, doch unter Schonung der angrenzenden Epidermis. 40 Embryonen überlebten die Operation, 29 von diesen sind nicht beweisend, weil ein Rest der Augenanlage stehen geblieben war, 5 ergaben ein negatives Resultat, jedenfalls infolge direkter oder indirekter Schädigung der Linsenanlage. In den übrigen 6 Fällen jedoch entwickelte sich jederseits eine schöne deutliche Linse.

Damit bestätigt sich, daß bei *Rana esculenta* die Bestimmung gewisser Epidermiszellen zu Linsenbildungszellen von Neurulastadium ab nicht durch das Auge geschieht, sondern daß sie ganz innerhalb der Epidermis selbst liegt.

Es bliebe nun streng genommen noch festzustellen, ob schon im Neurulastadium eine Zellgruppe in der Epidermis zur Linsenbildung bestimmt worden ist, gleichviel wie, im Zusammenhang mit der Augenanlage oder vom Ganzen des Keims aus oder als Abkömmling bestimmter Anlagen im Ei, oder ob diese Bestimmung erst nach der Operation vor sich geht, unter dem Einfluß der Umgebung oder des Ganzen. Die Frage wird sich wohl durch Transplantation der praesumptiven Linsenanlage im Neurulastadium entscheiden lassen, falls diese technisch ausführbar ist. Da die Umgebung und das Ganze des Keims durch Wegnahme der Anlagen beider Augen und fast des ganzen Hirns außerordentlich stark verändert ist, so glaube ich allerdings, daß man ohne Gefahr des Irrtums schon jetzt bei *Rana esculenta* im Neurulastadium von determinierten Linsenbildungszellen sprechen kann.

Diesem Verhalten von *Rana esculenta* steht nun das von *Rana fusca* und *Bombinator* gegenüber. Der Unterschied braucht freilich kein prinzipieller zu sein, wie ich schon früher betonte (6, p. 383); im Stadium der weit offenen Medullarplatte sind vermutlich bei allen Amphibien gewisse Zellen des Ectoderms zu Linsenbildungszellen bestimmt, bedürfen aber in verschieden hohem Maß der Mitwirkung

eines Augenbeckers, um die Entwicklung zur Linse wirklich einzuschlagen. Dem über *Rana fusca* Gesagten habe ich im Augenblick nichts Neues hinzuzufügen; an *Bombinator* dagegen habe ich zahlreiche neue Defektversuche angestellt, an der Neurula und nach Ausbildung der primären Augenblase.

Von ersterem Experiment, bei dem die rechte Vorderhälfte der Medullarplatte mit der Glasnadel herausgeschnitten wurde, besitze ich jetzt im Ganzen 46 Embryonen. Bei 20 von ihnen war ein Augenrest stehen geblieben und hatte eine Linse erhalten; diese Linse hielt annähernd die richtigen Proportionen zum Augenbecher ein, während bei *Rana esculenta* in ähnlichen Fällen die Linse manchmal größer war als der Augenbecher. Bei den übrigen 26 Embryonen, die für unsern Zweck in erster Linie in Betracht kommen, war der rechte Augenbecher in 20 Fällen ganz entfernt, in 5 Fällen war er so klein, daß er sicher die Haut nicht erreicht hatte, 1 Fall war zweifelhaft. Von der Linse nun fehlte in 23 Fällen jede Spur, 3 Fälle waren zweifelhaft, 2 davon allerdings nur für eine sehr skeptische Betrachtung. In einem Fall handelt es sich höchst wahrscheinlich um eine rudimentäre Retina; im andern liegt ein dickwandiges Bläschen vor, das nicht aussieht wie eine Linse, das ich aber nicht identifizieren kann; im 3. Fall ist die tiefe Schicht der Epidermis kaum merklich verdickt, ungefähr da wo die Linsenwucherung zu erwarten wäre, indeß auf der normalen Seite an der abgeschnürten Linse schon die Differenzierung von Fasern beginnt. Auf diesen letzteren Fall will ich zurückkommen; ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß die etwas verdickten Zellen die Linsenbildungszellen sind.

Eine Bestätigung und Erweiterung erhalten diese Ergebnisse durch Defektversuche in späterem Stadium. Nach dem Vorgang von W. H. LEWIS³⁾ wurde unmittelbar nach Schluß der Medullarwülste ein Hautlappen über der primären Augenblase abgelöst, zurückgeschlagen und nach Entfernung der Augenblase wieder aufgeheilt. *Bombinator* eignet sich besonders gut für diesen Versuch, weil sich bei ihm im Gegensatz zu *Rana esculenta* beide Schichten der Haut leicht im Zusammenhang vom Auge ablösen lassen. Infolgedessen kann bei einiger Sorgfalt mit Sicherheit der gefährliche Fehler vermieden werden, daß die tiefe Schicht am Auge hängen bleibt und mit ihm entfernt wird, worauf natürlich gerade beim Vorhandensein spezifischer Linsenbildungszellen das Unterbleiben der Linsenbildung zu erwarten ist. Zur richtigen Beurteilung dieses Versuchs sei das Ergebnis eines Kontrollversuchs vorausgeschickt. In 3 Fällen wurde das freigelegte Auge nicht entfernt, sondern der abgelöste Haut-

lappen gleich wieder in seine alte Lage und zur Verheilung gebracht; es war also die etwaige direkte Schädigung der Linsenbildungszellen durch die Operation dieselbe wie beim Defektversuch. In allen 3 Fällen entwickelte sich auf der operierten Seite eine Linse, die von derjenigen der normalen Seite nicht zu unterscheiden war. Ganz anders nun in den 12 Fällen, in welchen die Augenblase entfernt wurde; in keinem einzigen entstand eine Linse oder eine Wucherung, die ihrem histologischen Charakter nach ohne weitere Anhaltspunkte als Linsenanlage angesprochen werden könnte. Daraus folgt wohl, daß noch im Stadium der primären Augenblase etwa vorhandene Linsenbildungszellen zu ihrer Entwicklung der Mitwirkung eines Augenbeckers bedürfen. Andererseits läßt es sich sehr wahrscheinlich machen, daß in jenem Stadium direkt nach Schluß der Wülste doch schon spezifische Linsenbildungszellen vorhanden sind, die etwas kaudal von der Anlage der Riechgrube liegen. Diese letztere wird durch die Wegnahme der Augenblase in eigentümlicher Weise in ihrer Entwicklung beeinflußt. Sie bildet nämlich dann nicht einen soliden Zapfen, der nur an seiner Basis mit der Epidermis zusammenhängt, sondern eine Leiste, die bis ziemlich weit nach hinten lateral mit der Haut in Verbindung steht und allmählich verstreicht; in 10 Fällen von jenen 12 war diese Abweichung vom Normalen zu beobachten. Im Anschluß an diese Leiste nun und ein wenig dorsal von ihr wird die tiefe Schicht der Epidermis noch einmal verdickt, in verschiedenem Maße, manchmal kaum merklich, manchmal bis zur Bildung eines kleinen Zapfens. Ohne weiteres ließe sich diese Wucherung, wie gesagt, nicht als Anlage der Linse erkennen; doch wird diese Auffassung sehr wahrscheinlich durch folgendes Experiment. Beim Abheben der Haut war in einem Fall ein ganz kleines Stück aus der Kuppe der Augenblase herausgebrochen und an der Haut haften geblieben; es wurde absichtlich da gelassen und mit der Haut nach Entfernung der Augenblase zur Einheilung gebracht. Dabei kam es in das große Loch am Hirn zu liegen, mit dessen Wundrändern seine eigenen Ränder verschmolzen. Das Ergebnis war ein kleiner Augenbecher in Zusammenhang mit dem Hirn, der eine Linse besaß, die sich noch nicht von der Haut abgelöst hatte. Da das Stückchen Augenbecher sehr fest an der Haut gehaftet hatte — sonst wäre es nicht an ihr hängen geblieben — ist es nicht wahrscheinlich, daß es seine Lage gegen die Haut verändert hat; es wird also auch die mit ihm verbundene Linse aus den normalen Linsenbildungszellen entstanden sein. Diese Linse schließt nun unmittelbar an das kaudale Ende der Riechleiste an, liegt also an der Stelle, wo bei den

Embryonen mit völlig herausgenommener Augenblase die Epidermis in Wucherung geraten war. Dadurch wird es aber fast sicher, daß jene gewucherten Zellen Linsenbildungszellen waren.

Dieses Experiment muß natürlich wiederholt und variiert werden; nur andeutungsweise will ich erwähnen, daß es noch in anderer Richtung von Interesse ist. Für die vergleichend-anatomische Beurteilung der Linse wird es ein beachtenswertes, wenn auch kein ausschlaggebendes Kriterium sein, daß sie im Anschluß an das Hinterende der leistenförmigen Riechanlage entsteht. In entwicklungs-physiologischer Hinsicht aber läßt sich mittels des Versuchs prüfen, ob die Kuppe der Augenblase, welche normaler Weise zu einem Teil der Retina geworden wäre, noch im Stadium der Operation, also nach Schluß der Medullarwülste, im Stande ist, *Tapetum nigrum* zu bilden. Nach meinem einen Fall läßt sich das noch nicht entscheiden, weil nicht mit Sicherheit auszuschließen ist, daß das Tapetum vom Hirn aus gebildet wurde; und ferner, weil nicht sicher ist, ob dieses Tapetum, welches im Gegensatz zu dem der normalen Seite jetzt noch pigmentlos ist, später Pigment erzeugt hätte.

Dieselbe minimale Verdickung der Epidermis dicht hinter der Riechanlage habe ich nun, wie oben erwähnt, auch einmal beobachtet, nachdem schon im Neurulastadium die Augenanlage entfernt, ein zweites Mal, nachdem sie durch Umdrehung eines Stücks der Medullarplatte nach hinten gebracht worden war. Rückschließend können wir nun auch diese Verdickung mit größter Wahrscheinlichkeit für die Wucherung der Linsenbildungszellen erklären, die wohl schon die Tendenz zur Linsenbildung in sich tragen, aber doch zu ihrer Ausführung der Mithilfe des Augenbeckers bedürfen.

Ist hiermit der Unterschied zwischen *Rana esculenta* und *Bombinator* unverkennbar, so ist er doch nicht prinzipieller Natur; es handelt sich um ein mehr oder weniger, vielleicht um zwei Stufen einer Entwicklungsreihe. Es scheint mir lohnend, noch eine größere Anzahl von Tieren, bei denen die geschilderten Defektversuche technisch ausführbar sind, auf das Verhalten der Linsenbildungszellen hin zu untersuchen.

Wäre als erstes Versuchsobjekt nicht *Rana fusca*, sondern *Rana esculenta* gewählt und damit gleich anfangs erkannt worden, daß es schon im Neurulastadium determinierte Linsenbildungszellen gibt, so wäre man vielleicht nicht so bald auf den Gedanken gekommen, zu untersuchen, ob auch andere Stellen der Haut unter dem Einfluß des Augenbeckers zur Linsenbildung befähigt sind. Zur Lösung dieser Frage haben HERBST¹⁾ und ich⁵⁾ embryonale Transplantation vorge-

schlagen, welche dann LEWIS³⁾ als erster in origineller Weise ausführte. Er verpflanzte nämlich (mit Ausnahme von einem Fall) nicht fremde Haut aufs Auge, sondern er brachte das Auge unter fremde Haut, indem er die freigelegte primäre Augenblase in frühestem Stadium am Hirn abschnitt und unter die abgehobene Haut des Rumpfes nach hinten schob. Dabei erhielt er in zahlreichen Fällen eine Linse, die manchmal mit der Haut noch in Zusammenhang stand.

Ich habe im Sommer 1906 dieses Experiment wiederholt, und zwar in der Kombination, daß ich das Auge von *Rana esculenta* unter die Bauchhaut von *Bombinator* brachte, und habe in zahlreichen Fällen eine Linse erhalten; doch war dabei verdächtig, daß manchmal eine Linse auch dann entstand, wenn das Auge die Haut gar nicht in wirksamer Weise berührt haben konnte, z. B. wenn es mit der Retina nach innen gerichtet war. Ich ging dann dazu über, an Esculentaembryonen Bauchhaut aufs freigelegte Auge zu transplantieren, da mir diese Operation leichter in allen Einzelheiten kontrollierbar erschien: die technischen Schwierigkeiten, welche LEWIS diese Operationsweise aufgeben ließen, sind mit meiner Methode verhältnismäßig leicht zu überwinden. Auch bei diesen Experimenten erhielt ich mehrere Male Linsen; aber stutzig machte mich, daß manchmal auch keine entstanden, wo sie zu erwarten gewesen wären, und manchmal welche entstanden, wenn Auge und Epidermis durch eine Schicht Peritonealzellen getrennt geblieben waren. Deshalb hielt ich mich in meiner letzten Mitteilung ausdrücklich jeder Entscheidung in dieser Frage. Im letzten Sommer, 1907, untersuchte ich nun Haut und Auge direkt nach der Operation auf Schnitten, und fand zu meiner Überraschung, daß bei *Rana esculenta* gerade dann, wenn die Haut über dem Auge recht schön glatt und leicht abgeht und keinen Defekt zeigt, nur ihre obere Schicht abgelöst worden ist, und daß die tiefe Schicht, welche eben die Linsenbildungszellen enthält, nur sehr schwierig und bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen sicher entfernt werden kann; bei *Bombinator* halten die Hautschichten fester zusammen und lösen sich auch leichter vom Auge. Die neuen, unter allen Kautelen angestellten Versuche des letzten Sommers ergaben denn auch ein völlig anderes Resultat, als die der vorhergehenden Jahre.

Von *Bombinator* liegen mir Schnittserien von 16 operierten Embryonen vor. In einem Fall war der Embryo einen Tag nach der Operation konserviert worden; die Schnitte bestätigen, was schon das Aussehen des ungeschnittenen Keims erwarten ließ, daß die Bauchhaut dem Auge glatt und unmittelbar auflag. Dasselbe läßt

sich nach dem ganzen Verlauf des Versuchs auch für die übrigen Fälle voraussetzen, doch sollen vorsichtshalber 6 Fälle unberücksichtigt bleiben; 4, bei denen das Auge etwas ventralwärts gedreht war, einer, wo es in der Tiefe lag, und einer, wo es durch eine Zellschicht von der Haut getrennt war. Es bleiben also 9 Fälle, in denen die Lage des Auges genau derjenigen auf der normalen Seite entspricht, was namentlich in jüngeren Stadien außerordentlich deutlich ist. In allen diesen 9 Fällen war wohl mit Sicherheit die Entwicklung einer Linse zu erwarten, falls Haut und Augenbecher dazu befähigt sind; in keinem einzigen trat sie ein. In 6 Fällen war die Haut überhaupt ganz unverändert; in 2 Fällen ließ sich eine kaum merkliche Verdickung der Haut und stärkere Färbbarkeit einiger Kerne nachweisen; in einem Fall war die Verdickung deutlicher.

Ähnlich waren die Ergebnisse bei *Rana esculenta*. 33 Embryonen wurden operiert. Davon wurden 2 kurz nach der Operation konserviert; der eine in Schnitte zerlegte zeigte wieder, wie schon von außen zu erwarten war, das glatte Anliegen der transplantierten Epidermis am Auge. In 7 Fällen war laut Protokoll nur die oberflächliche Schicht der Epidermis entfernt worden; in allen diesen Fällen ergab die Schnittuntersuchung, daß sich eine ganz normale Linse entwickelt hatte. Von den übrigen 24 Fällen sollen wieder vorsichtshalber 6 linsenlose ausgeschieden werden; 5, bei denen der Augenbecher etwas ventralwärts gedreht ist, und einer, bei dem ein Stückchen aus der Kuppe der Augenblase ausgerissen war. Von den übrigen 18 Fällen zeigten 14 die transplantierte Haut ganz unverändert, 4 in verschiedener Weise verändert. In einem Fall, welchen ich für den wichtigsten von den vieren halte, war die Epidermis etwas verdickt, einige Kerne dichter gedrängt und stärker gefärbt; in 3 Fällen war eine kleine, knöpfchenförmige Wucherung vorhanden. Diese letzteren 3 Fälle sind sehr verschiedenwertig; in zweien möchte ich die Wucherung nicht für eine Linsenanlage erklären, in einem ist sie zweifellos eine solche. Wenn man aber dagegen die 14 Fälle hält, wo sicher eine Linse zu erwarten gewesen wäre und doch die Haut ganz unverändert blieb, ist es sehr wahrscheinlich, daß in dem einen Fall trotz aller Vorsicht ein kleiner Fetzen der tiefen Epidermisschicht an der Augenblase hängen geblieben war. Die geringfügige Veränderung der Epidermis in dem erstgenannten Fall muß dagegen wohl auf einen Einfluß des Augenbeckers zurückgeführt werden.

Immerhin ist das Ergebnis dieser ausgesuchten 27 Versuche im Wesentlichen ein negatives; für *Bombinator* und *Rana esculenta* ist es nicht nachzuweisen, ja es ist sogar sehr unwahrscheinlich, daß

der Augenbecher aus Bauchhaut eine Linse erzeugen kann. Meine Ergebnisse weichen also hierin von den LEWIS'schen ab. Nun muß man sich freilich hüten, von *Bombinator* und *Rana esculenta* ohne weiteres auf *Rana palustris* und *sylvatica* zu schließen. Wenn tatsächlich die Andeutung einer Wucherung der transplantierten Epidermis, die bei meinen Versuchen mehrmals zu beobachten war, auf einen Einfluß des Augenbeckers hinweist, so könnte dieser Einfluß bei anderen Amphibien auch noch einen Schritt weiter führen. Auch könnten sich die verschiedenen Stellen der Rumpfhaut gegen einen solchen Einfluß etwas verschieden verhalten. Aber immerhin läßt die Differenz, in der LEWIS mit H. D. KING²⁾ steht, eine erneute Prüfung der einschlägigen Verhältnisse bei den amerikanischen Froscharten als wünschenswert erscheinen. Denn wenn H. D. KING bei *Rana palustris* nach Entfernung der Augenanlage im Neurulastadium tatsächlich eine Linse erhalten hat, so läßt sich das abweichende Ergebnis von LEWIS an derselben Spezies nach Entfernung der Augenblase nur so erklären, daß in einigen seiner Versuche leicht zu übersehende Fetzen der tiefen Schicht am Auge hängen geblieben waren, und was bei diesem Experiment vorgekommen wäre, ließe sich auch für das andere nicht von vorne herein ausschließen.

Vor kurzem hat LEWIS⁴⁾ eine neue Serie von Experimenten an *Rana sylvatica* veröffentlicht, bei denen ebenfalls die freigelegte Augenblase abgeschnitten und nach hinten unter die Haut geschoben wurde, aber nicht so weit wie früher, sondern nur bis in die Gegend der Hörblase; dabei entstand in zahlreichen Fällen eine Linse. Dieses Ergebnis kann ich wenigstens mit Wahrscheinlichkeit für *Bombinator* bestätigen. Ehe mir die Versuche von LEWIS bekannt wurden, habe ich im Sommer 1907 ähnliche angestellt, für den Fall, daß sich die Bauchhaut als unfähig zur Linsenbildung erweisen sollte. Gleich nach Schluß der Medullarwülste wurde auf der rechten Kopfseite ein rechteckiges Stück Bauchhaut abgelöst, und umgekehrt wieder aufgepflanzt. Die Partie über dem Auge, also die etwaigen Linsenbildungszellen, lagen vor der Mitte des Stücks, so daß sie nach der Transplantation hinter das Auge zu liegen kamen. Der vordere Rand des Stücks ging durch die Anlage der Riechgrube, der untere durch die des Saugnapfs, der hintere durch die der Hörblase. Es wurden also Teile dieser drei Organanlagen bei der Transplantation mit verlagert, und konnten, falls sie selbstdifferenzierungsfähig waren, nachher als Marken dienen. Nach einigen Tagen sahen die operierten Tiere sehr merkwürdig aus; sie hatten rechts oben auf dem Kopf ein kleines Stück Saugnapf, etwas darunter ein kleines Stück Riech-

grube, der Rest der beiden Organe lag an der normalen Stelle. Auf Schnitten zeigte sich, daß auch die Hörblase halbiert war; das vordere Stück lag neben der Mundhöhle. Diese umgedrehte Haut hatte nun da, wo sie die Augenblase berührte, eine Linse geliefert; in einem jüngeren Fall war die Linse noch in breitem Zusammenhang mit der Haut, in einem älteren war sie abgelöst, in einem noch älteren besaß sie differenzierte Linsenfäsern. Die Linsen waren jedenfalls nicht aus den normalen Linsenbildungszellen entstanden; das läßt sich aus der exzentrischen Lage der primären Augenblase unmittelbar nach der Operation schließen, und außerdem (infolge der Selbstdifferenzierungsfähigkeit des transplantierten Stücks der Hörblasenanlagen) in 8 Fällen noch aus den Schnitten des konservierten Embryo direkt ablesen. Wieweit nach hinten die Haut noch zur Bildung einer Linse befähigt ist, müssen weitere Versuche zeigen.

Bei *Bombinator* ist also nach meinen Versuchsergebnissen wahrscheinlich zwar nicht die Haut des Rumpfes, wohl aber die des Kopfes hinter dem Auge befähigt, unter dem Einfluß des Augenbeckers eine Linse zu bilden. Ich will nun in diesem Sommer versuchen, ob sich dasselbe Experiment auch bei *Rana esculenta* einwandfrei ausführen läßt. Im Fall des Gelingens könnten hier eventuell 2 Linsen entstehen, eine hintere durch Selbstdifferenzierung aus den praedestinierten Linsenbildungszellen, und eine vordere aus indifferentem Material unter dem Einfluß des Augenbeckers. Sollte es nicht möglich sein, wenigstens in einigen Fällen beide Schichten der Epidermis zugleich sicher abzulösen, was ja Vorbedingung des Gelingens ist, so ließe sich wenigstens versuchen, die tiefe Schicht der Epidermis wie bei meinen andern Transplantationen besonders zu entfernen, und Kopfhaut von *Bombinator* umgedreht aufzupflanzen. So ließe sich eventuell wenigstens die Fähigkeit des Augenbeckers von *Rana esculenta*, eine Linse zu erzeugen, feststellen; wenn diese auf Bombinatorhaut wirken kann, dann wahrscheinlich auch auf die der eigenen Spezies.

Sollte sich aber herausstellen, daß bei *Rana esculenta*, wo die Linse auch ohne Auge entstehen kann, der Augenbecher nicht zugleich die Fähigkeit der Linsenerzeugung besitzt, so müssen wir doch schon aus den bisher festgestellten Tatsachen schließen, daß ein solcher Zustand wenigstens als Übergang existiert hat. Denn da für *Salmo salar* (MENCL) und *Rana esculenta* die eine, für *Rana sylvatica* (LEWIS) und *Bombinator* die andere Fähigkeit nachgewiesen ist, so wird der, welcher jenem Schluß entgehen will, zu dem kaum annehmbaren getrieben, daß das Auge im Stamm der Wirbeltiere mehrmals unabhängig entstanden ist. Über die theoretische Be-

deutung dieser Feststellung habe ich mich schon früher⁷ geäußert; nähere Ausführungen und eingehende Berücksichtigung der Literatur verspare ich auf die ausführliche Arbeit.

Literatur.

1. C. HERBST. 1901. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
2. H. D. KING. 1905. Experimental Studies on the Eye of the Frog Embryo. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 19.
3. W. H. LEWIS. 1904. Experimental Studies on the Development of the Eye in Amphibia. 1. On the Origin of the Lens. Am. Journ. Anat. Vol. 3.
4. — 1907. Lens-Formation from Strange Ectoderm in *Rana sylvatica*. Am. Journ. Anat. Vol. 7.
5. H. SPEMANN. 1901. Über Correlationen in der Entwicklung des Auges. Verh. d. Anat. Ges. Bonn 1901.
6. — 1907. Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Zool. Anz. Bd. 31.
7. — 1907. Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung. Verh. d. D. Zool. Ges. Rostock 1907.

Herr KORSCHULT (Marburg):

Erläuterungen zu den auf Grund der Untersuchungen der Herren C. MÜLLER, RUTTLOFF und LEYPOLDT über die Regenerationsenergie und Polarität des Ameliden Körpers vorgenommenen Demonstrationen, welche sich vor Allem auf die Umkehrung der Polarität als Folge von gewissen Transplantationsversuchen beziehen. Die betreffenden Versuche werden bald im Archiv für Entwicklungsmechanik ausführlich mitgeteilt werden.

Herr HAECKER (Stuttgart):

Bemerkungen zu den Demonstrationen von H. MATSHECK und I. SCHILLER:

Über die »Vierergruppen« der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

(Mit 10 Figuren im Text.)

Jeder Zellenforscher und jeder Vererbungstheoretiker, und ebenso jeder, der ein Lehrbuch verfaßt oder biologische Vorlesungen zu halten hat, wird es als ein Bedürfnis anerkennen, daß der vielumstrittene Reifungsprozeß, das Reduktions- und Konjugationsproblem, wenigstens bei einem zoologischen Objekte einer entgeltigen Klarlegung entgegengeführt wird und zwar bei einem Objekte, welches unzweideutige, jedermann zu demonstrierende und von jedermann zu beschaffende Bilder liefert. Manche werden daran zweifeln, ob dies überhaupt mit unsern technischen Mitteln möglich ist, nachdem seit über zwanzig Jahren Hunderte von Forschern in ebenso begeisterter wie mühseliger Arbeit sich dem Gegenstand scheinbar vergeblich gewidmet haben. Ich bin

aber der festen Überzeugung, daß wir, wenn auch langsam, der Lösung dieser Frage entgegengehen und daß insbesondere eine Untersuchung der Copepoden auf möglichst breiter vergleichender Basis zum Ziele führen wird. Wir haben es uns daher zur Aufgabe gemacht, von verschiedenen Seiten her aufs Neue in dieses Gebiet einzudringen, und zwar kam uns dabei als eine unentbehrliche Vorarbeit die Untersuchung von E. WOLF über »die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden«¹ zu statten. Wir sind durch diese Arbeit in die Lage versetzt worden, zu jeder Zeit des Jahres brauchbares Material in die Hand zu bekommen.

Wir möchten Ihnen heute an einigen Präparaten zeigen, daß die Copepoden tatsächlich klare Bilder liefern, was die Zahlen- und Formverhältnisse der Chromosomen anbelangt. Wir werden uns dabei ausschließlich auf zwei Punkte beschränken.

Eine Reihe von Präparaten, welche Herr H. MATSCHECK angefertigt hat, zeigt die Anordnung der Chromosomen der Copepoden zu der Zeit, zu welcher die Eier aus den Ovidukten in die Eisäcke übertreten und befruchtet werden, also die Metaphase der ersten Richtungsteilung oder, wie man auch sagen kann, die Bereitschaftsstellung der Chromosomen des unreifen Eies.

Bei den Cyclopiden² sind hier die stäbchenförmigen, längsgespaltenen und quergekerbten Chromosomen einander paarweise in zwei Ebenen gegenübergestellt (biseriale Anordnung, Fig. 1). Ich habe diese Chromosomen früher wegen ihrer Vierteiligkeit mit den bekannten Vierergruppen anderer Formen verglichen, will aber, da die Bezeichnung »Vierergruppen« inzwischen sehr vieldeutig geworden ist, den Ausdruck Syndeten (wegen der paarigen Verbindung der Chromosomen) benützen und die durch ihre Gegenüberstellung oder paarweise Verbindung (Parasyndese) gebildeten Chromosomenformen (Doppelstäbchen, Ringe, typische Viererkugeln) vorläufig als Syndetenpaare bezeichnen³. Bei einigen marinen Centropagiden hat VOM RATH⁴ in dem betreffenden Stadium typische, in einer Phalanx aufgestellte Viererkugeln gefunden und wieder andere Verhältnisse sind bei den Harpacticiden (*Canthocamptus*) zu beobachten.

¹ Zool. Jahrb. (Syst. Abt.). 22. Bd. 1905.

² Vgl. RÜCKERTS und meine Arbeiten, sowie die Untersuchung von H. BRAUN, Über die spezifischen Chromosomenzahlen in der Gattung *Cyclops*. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.

³ Vgl. Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904. S. 200.

⁴ VOM RATH, O., Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Es hat nun H. MATSCEK — und das ist der eine Punkt, den wir Ihnen demonstrieren wollen — den Zusammenhang speziell zwischen den Bildern bei den Cyclopiden und denjenigen bei den Centropagiden endgültig aufklären können. Es gelang ihm speziell bei

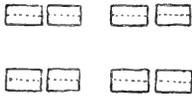


Fig. 1.

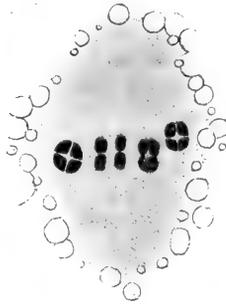


Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 1. »Biseriale Anordnung« bei *Cyclops*. Schematisch.

Fig. 2. Metaphase der 1. Teilung von *Heterocope*.

Fig. 3. Metaphase der 1. Teilung bei Centropagiden. Schematisch, zum Vergleich mit Fig. 1.

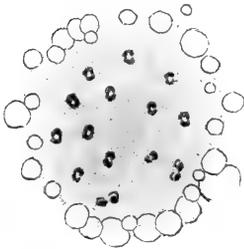


Fig. 4.

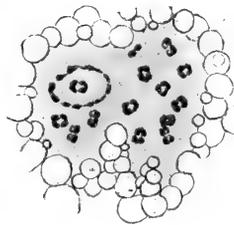


Fig. 5.

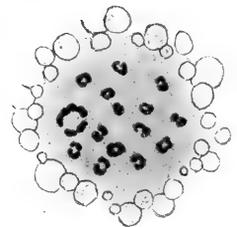


Fig. 6.

Fig. 4—7. Metaphasen der 1. Teilung von *Diaptomus coeruleus* (Fig. 4), *D. castor* (Fig. 5—6) und *D. gracilis* (Fig. 7).

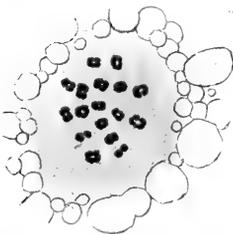


Fig. 7.

Heterocope, Eiablagen zu erzielen und typische, in einer Platte angeordnete Viererkugeln aufzufinden (Fig. 2). Es geht aus diesen Befunden zunächst hervor, daß der Vorwurf einer zu großen Schematisierung, welcher wiederholt O. VOM RATH gemacht worden ist, ein ungerechter ist. Sodann aber ließ sich, unter Berücksichtigung einiger Diaptomus- und Cyclops-Arten, der Nachweis führen, daß diese

Viererkugeln je zwei einander opponierten Syndeten entsprechen, daß sie also in Wirklichkeit achteilige Gebilde, Oktaden, oder Syndeten-Paare sind (Fig. 3).

Bei der Untersuchung der erwähnten Diaptomus-Arten ergaben sich nebenbei interessante Zahlenverhältnisse. Von unseren 3 häufigsten einheimischen Arten besitzt *Diaptomus coeruleus* 14 ringförmige Syndetenpaare (Fig. 4), *D. castor* 14 solche Paare und außerdem einen großen, wahrscheinlich dreiteiligen Ring (Fig. 5, 6), *D. gracilis* 17 Syndetenpaare (Fig. 7).

Ein weiterer Punkt, den wir Ihnen vorführen möchten, bezieht sich auf die Stellung, welche die Reifungsteilungen der Metazoen gegenüber den übrigen Kernteilungstypen einnehmen. Seit vielen Jahren bin ich immer wieder für die Anschauung eingetreten, daß die Reifungsteilungen der Metazoen auf der einen Seite eine sehr große Ähnlichkeit mit den Teilungsvorgängen der Protozoen haben¹, und daß auf der andern Seite die heterotypische Form der ersten Reifungsteilung gegenüber den embryonalen und generativen Mitosen nicht jene prinzipielle Sonderstellung einnimmt, welche ihr von manchen zoologischen und namentlich botanischen Autoren zugewiesen wird.

Herr Dr. SCHILLER hat nun frühere Versuche, die Cyclops-Eier

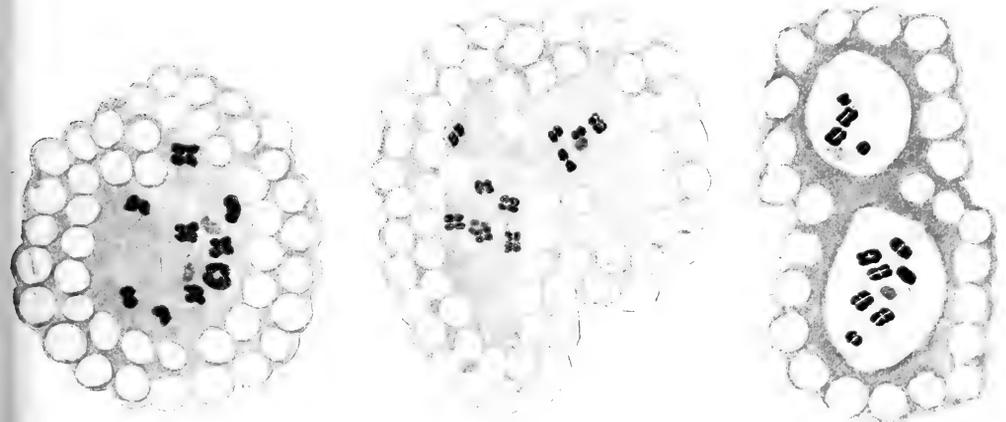


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8. Furchungszelle von *Cyclops viridis* nach Ätherisierung.

Fig. 9. Furchungszelle von *Cyclops strenuus* nach Amputation einer Antenne.

Fig. 10. Urogenitalzellen von *Cyclops strenuus* nach teilweiser Amputation eines Eisackes.

¹ Vgl. Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. Zool. Ges. 1898 u. a. a. O. Es sei besonders noch darauf hingewiesen, daß bei verschiedenen Protozoen (*Aulacantha* nach BORGERT, *Sphaeromyxa* nach SCHRÖDER, *Amoeba* nach CALKINS, *Opalina* nach METCALF) auch bei solchen Teilungen, welche nicht den Charakter von »Reifungsteilungen« haben, die Verteilung der Chromosomen nicht nach dem Längsspalte zu erfolgen scheint.

während der Entwicklung mit Agentien zu behandeln, wieder aufgenommen und es ist ihm, wie er bereits vor einiger Zeit mitgeteilt hat¹, gelungen, die längsgespaltene, bivalenten Chromosomen der Furchungs- und Genitalzellen in ausgesprochene Vierergruppen umzuwandeln. Wir werden Ihnen drei derartige Bilder vorführen, von denen das eine dem Eisack eines ätherisierten Tieres entstammt (Fig 8), die andern beiden von Tieren, welche durch Amputation einer Antenne, bzw. durch teilweise Amputation eines Eisacks irritiert worden waren (Fig. 9, 10). Jedenfalls sprechen auch diese Ergebnisse für die Richtigkeit der Auffassung, daß die Chromosomentypen der Reifungsteilungen nicht die ihnen zugeschriebene Ausnahmestellung einnehmen.

Vortrag des Herrn O. MAAS (München):

Über den Bau des Meduseneis.

(Mit 7 Figuren im Text.)

Die Experimente der Materialentnahme am sich entwickelnden Ei haben in den letzten Jahren in ihren Ergebnissen wie in ihrer Deutung eine auffällige Wandlung erfahren. Man hatte früher trotz der sicheren Befunde von ROUX über Halbbildungen am Froschei, hauptsächlich durch die ersten Ergebnisse am Echinodermenkeim, dann aber durch analoge Tatsachen am Ei bei Knochenfischen, Amphioxus, Medusen eine Gleichwertigkeit der Eiteile, resp. Blastomeren kennen gelernt, und war geneigt, alles Entgegenstehende nur als Ausnahme zu deuten. Nachdem man aber Einsicht in die früher vernachlässigten und auch schwerer zugänglichen Verhältnisse des Keims der Würmer und Mollusken gewonnen hat, scheint sich eine andere Auffassung Bahn zu brechen, und zwar wie es oft geht, das direkte Extrem der früheren; eine Annahme, wonach eine von vornherein bestehende Ungleichwertigkeit der Blastomeren (auch bezüglich ihrer Ersatzfähigkeit, »prospektiven Potenz«), von Ungleichheiten im Eibau ableitbar, als Regel anzusehen wäre. »Die älteste, ehrwürdigste Säule der Lehre von der Isotropie des keimenden Eies, das Ei der Echiniden, hat bedenkliche Risse bekommen« (s. BARFURTHS Referat 1906/07) und eine so eigenartige und determinierte Entwicklung wie die von *Ascaris*, wird von ZUR STRASSEN (1906) zum Ausgangspunkt einer Analyse der Formentwicklung gemacht. Darnach muß es allerdings scheinen, als sei die bei Medusen inszenierte Entwicklung ein Ausnahmefall, der »in der Natur höchst selten, wohl nur bei einigen Coelenteraten verwirklicht ist« (l. c. 323).

¹ Über künstliche Hervorrufung von Vierergruppen bei *Cyclops*. Zool. Anz. Bd. 32. 1908.

Der Unterschied in der Auffassung liegt aber wohl nicht so sehr in den Objekten, die zu Experiment und Analyse gedient haben, als in der veränderten Fragestellung und tieferen Einsicht, die gerade durch die Vielheit der Objekte erreicht worden ist. Viele Beobachter sind von der ausschließlichen Bewertung des Kerns für die Differenzierungsorgänge abgekommen; die »mosaic theory« des Keims ist sonach nicht mehr »handicapped« (WILSON, 1904) durch die Annahme einer qualitativ ungleichen Kernteilung. Das früher ganz vernachlässigte, oder als isotrop angesehene Plasma hat eine höhere Schätzung erfahren, indem man in vielen Tiergruppen einen schon für die Eizelle charakteristischen Bau erkannte, ohne damit zum Prinzip der organbildenden Keimbezirke zurückzukehren. Insbesondere hat man eingesehen, daß die Fähigkeit der Ganzlieferung aus Teilprodukten beim Experiment von zwei unter sich ganz verschiedenen Dingen in der plasmatischen Beschaffenheit abhängig ist, nämlich erstens vom Vorhandensein bestimmter Stoffe in den Teilprodukten, und zweitens von der Möglichkeit, daß diese Stoffe sich in den Teilprodukten zur normalen Lagerung umordnen können (s. hierüber in den Lehrbüchern von MAAS 1903, Kap. VI—IX, bes. p. 32, 45, 70 und PRZIBRAM 1907, Kap. VIII, p. 89 und bei FISCHEL 1903/04).

Beide Bedingungen können ganz unabhängig von einander wirken; so z. B. sind bei Ctenophoren offenbar in $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, wohl auch in $\frac{1}{8}$ noch die Baustoffe, wie im ganzen Ei vorhanden, aber es fehlt infolge einer gewissen »Starre« des Plasmas (DRIESCH 1896) an der nötigen Einstellung zur Normalanordnung; bei vielen Mollusken ist umgekehrt eine gewisse räumliche Ausgleichsfähigkeit vorhanden, aber schon der einen der beiden ersten Blastomeren fehlen gewisse Stoffe, und dadurch wird sie zu einer normalen Ganzbildung unfähig.

(Eine weitere Frage ist die, ob nicht auch solche Stoffe nachträglich vom übrigen Plasma, wohl unter Einfluß des Kerns, noch nachgeliefert werden könnten, »stoffliche Ausgleichsfähigkeit«.)

Es bestehen nun in Kompliziertheit der Anordnung und Möglichkeit der Umordnung von plasmatischen Stoffen zahlreiche Abstufungen bei verschiedenen Tiergruppen, und darum bilden auch die Eier der Medusen keine Ausnahmen, sondern lassen sich als Glieder einer Reihe (allerdings als Anfangs-, resp. Endglieder) einfügen. Zudem kann ich nunmehr zeigen, daß auch innerhalb der Medusengruppe der Eibau zahlreiche Abstufungen zeigt, die teilweise zu den Verhältnissen bei Ctenophoren, und teils zu denen der Echinodermen überleiten.

Schon aus früheren Versuchen bei Medusen ging hervor, daß eine gewisse Einschränkung der Ausgleichsfähigkeit eintritt a) bei

verschiedener Ausstattung der Teilprodukte mit Plasma, so bei *Aeginaeta* durch eine ausnahmsweis ungleiche Äquatorialteilung mit nachfolgender experimenteller Trennung der beiden $\frac{1}{8}$ (MAAS 1902), b) mit fortschreitender Entwicklung, sogar bei der regulablen *Clytia*, so daß also $\frac{1}{32}$ viel weniger ausgleichsfähig sind, wie $\frac{1}{8}$ mit dem gleichen Plasmaanteil (wohl deswegen, weil die räumliche Umordnungsfähigkeit Einbuße erlitten hat) (MAAS 1906), und endlich c) bei verschieden Objekten, wie dies schon R. ZOJA in seinen schönen, ersten Medusenversuchen gezeigt hat, 1895, b., S. 16).

Namentlich die Eier der Geryoniden waren ihm und später auch mir (1906) als schwerer regulable Objekte aufgefallen; ich habe mich darum seit längerer Zeit an diesen versucht; doch ist die Materialbeschaffung bei diesen holoplanktonischen Formen mit Schwierigkeiten verbunden, da man kräftige, ablaichfähige Exemplare und gesunde Eier in genügender Zahl nicht so leicht erhält. Wie stets, so bin ich auch hierbei den Herren der Neapler Station, besonders Dr. LOBIANCO zu großem Dank verpflichtet.

Es handelt sich in erster Linie um die Arten *Geryonia* (*Carmarina* aut.) *hastata*, und *Liriope cerasiformis* (+ *mucronata* aut.). Die Eier der ersteren sind recht groß, nach meinen Maßen noch größer als die Messungen METSCHNIKOFFS (1886) ergeben, fast 0,5 mm im Durchmesser, die der andern Art recht klein (kaum über 0,1 mm); beides hat seine Vorteile und Nachteile. Die Isolierung von Blastomeren kann nach ZOJA mit der zugeschärften Nadel erfolgen; doch kommt es hierbei nach meinen Erfahrungen darauf an, den richtigen Zeitpunkt der Teilung zu treffen; sonst erfolgt ein völliges Zerfließen des Plasma. Sicherer ist, bei genügendem Material die Anwendung Ca-freien Seewassers, die aber nur kürzere Zeit erfolgen darf, mit nachfolgendem Spülen durch die Pipette.

Bezüglich der Isolierungsexperimente kann ich ZOJAS Ergebnisse bestätigen: bei *Geryonia* wie *Liriope* kann noch aus $\frac{1}{2}$ Blastomer eine richtige kleine Meduse mit sich öffnendem Mund, mit Schirmhöhle, Nesselring und Tentakelsprossen erzielt werden, allerdings lange nicht in allen Fällen; doch mag dies in der Schwierigkeit der Aufzucht solcher zoologischen Objekte in kleinen Aquarien liegen; denn es braucht im günstigsten Fall drei Tage, bis dieses Stadium erreicht ist. Aus $\frac{1}{4}$ Blastomer konnte ich niemals eine wirkliche Meduse erhalten, immerhin aber eine Larve mit geschlossenem Entodermsack, mit Gallerte und einem an der Subumbrellarseite differenzierten Entoderm. Aus $\frac{1}{8}$ Blastomer und geringeren Stücken erzielte ich nie etwas anderes als kugelige Haufen von verschieden großen Zellen, die nach einiger Zeit eingingen. Es ist dies im Vergleich zur Fähig-

keit anderer Medusenkeime, bei denen noch aus $\frac{1}{8}$, ja sogar $\frac{1}{16}$ eine normale, ansatzfähige Larve und ein Hydropolyp entsteht, ein auffälliges Resultat, auch deswegen, weil bei *Liriope* laut METSCHNIKOFF in der Normalentwicklung im 8 Zellstadium noch keine Differenzierung zwischen den Blastomeren eingetreten sein soll, sondern die Entodermbildung durch Abtheilung des Endoplasmas erst am 8- zum 16zelligen Stadium erfolgt, und auch da nur in einigen Zellen, während die andern ihren indifferenten Charakter noch bewahren.

Verlagerungsexperimente sind von ZOJA überhaupt nicht angestellt worden; sie sind auch mir viel schwerer gelungen, als bei meinen früheren Versuchsreihen an *Aegineta* und *Clytia*; denn der Zusammenhalt der Furchungszellen ist hier viel inniger und niemals kommt es von selbst zu einer solchen »Blastomerenanarchie«, wie sie bei manchen Hydromedusen schon ohne Eingriff beobachtet worden ist (s. 1886, S. 38). Die Verlagerung gelang mir hier nur durch vereinigte Anwendung Ca-freien Seewassers und der Pipette in befriedigender Weise und zwar am besten im 8- und 16zelligen Stadium, bzw. dazwischen; jedoch ist sie auch noch in späteren Stadien (24—32) möglich; einzellige Reihen habe ich allerdings hier nie erzielt.



Fig. 1. Larve von *Liriope* (3. Tag nach Verlagerung), Ectodermverdickung in mehrere Herde geteilt. Optischer Schnitt, Profil.



Fig. 2. Ein ähnliches Exemplar, Ansicht vom subumbrellaren Pol aus.

Das Resultat ist ziemlich übereinstimmend nicht eine ganz normale Meduse oder Larve, wie s. Z. bei *Aegineta*, sondern zeigt sich nach zeitlichen Verschiebungen in gewissen Unregelmäßigkeiten, besonders in ectodermalen Teilen. An der Subumbrellarseite sieht man anstatt des typischen Entodermringes mit seinen (bei *Liriope*) 4 Knöpfen der Tentakelanlagen, eine Sichel- oder Halbmondform (Fig. 2, manchmal auch mehrere Wülste anstatt des einen Rings, in asym-

metrischer Verteilung, oder es erscheinen, wenn ein Ring zustande gekommen ist, an ihm nicht die regelmäßigen Verdickungen für die Tentakel, sondern ganz unregelmäßig verteilte Wülste. Auch das Entoderm ist öfters noch an solchen Larven vom zweiten bis dritten Tag in mehrere Herde gruppiert, meist einen größeren in Hohlkugelform und einen kleineren danebenliegenden (Fig. 3). Solche Entoderm-



Fig. 3. *Liriope*-Larve vom 2.—3. Tag nach Verlagerung. Entoderm in 2 Herde geteilt.

unregelmäßigkeiten kommen aber auch sonst bei Züchtungen (wahrscheinlich ebenfalls infolge von Störungen beim Herauspipettieren früher Stadien) vor und können sich ausgleichen, indem nach und nach die Entodermzellen zu einer einheitlichen Blase mit manchmal noch anhängenden einzelnen Zellen zusammentreten. Die Unregelmäßigkeiten im Ectoderm bleiben bestehen, wenigstens so lange die Züchtung die Lärvchen überhaupt am Leben erhielt (5—6 Tage).

Der Grund des verschiedenen Verhaltens der ectodermalen und entodermalen Teile nach Verlagerung auf so frühen Stadien, liegt wohl nicht darin, daß die ersteren dabei mehr gestört würden, sondern darin, daß das Ectoderm der Medusen mit seinen verschiedenartigen Subumbrellarbildungen überhaupt viel differenzierter ist, wie das Entoderm, an dem bei seiner Einfachheit so zu sagen nicht viel zu verderben ist.

Aus den bisherigen Untersuchungen über die Normalentwicklung (FOL 1873 und METSCHNIKOFF 1886) ist nichts bekannt, was ein solch eindeutiges Experimentresultat beschränkter Potenz der Keimeteile erklären würde. Ich habe schon darum die gewöhnliche Entwicklung von der Eiablage ab untersucht und manches gefunden, was von den Angaben obiger Autoren abweicht. Das abgelegte, unbefruchtete Ei, sowohl von *Geryonia* (Fig. 4) als *Liriope* besteht nicht bloß aus zwei Schichten, dem gewöhnlichen dichteren Exoplasma, und dem lockeren, auch von größeren Einlagerungen erfüllten Endoplasma,

sondern zeigt noch eine fast homogene dritte Schicht, exzentrisch innerhalb des Endoplasma gelegen. Besonders deutlich erscheint diese dritte Schicht bei den großen Geryoniaeiern, wo sie am Totalpräparat bei den verschiedenartigsten Reagentien, und einmal erkannt, auch im Leben hervortritt. Bei *Liriope* ist sie schon durch die Kleinheit des Objekts nicht immer so deutlich von dem schaumigen Endoplasma

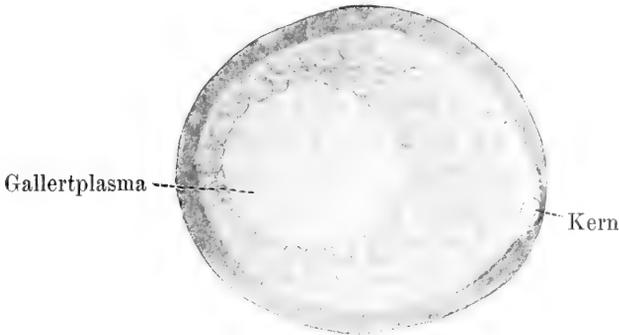


Fig. 4. Ei von *Geryonia hastata*, unbefruchtet, mit den 3 Plasmen.

unterscheidbar, aber an Schnittserien des ganzen Eis und auch bei Totalansicht des zweigeteilten Stadiums sehr gut darstellbar. Es kann sich bei der Regelmäßigkeit des Auftretens und der Lage nicht um ein Kunstprodukt handeln, resp. um einen zusammengeflossenen Wabeninhalt, da wo die Maschen besonders weit wären; auch ist das Färbungsvermögen ein anderes und besonderes von dem der Dotterkörner verschieden: Endoplasma ist es nicht. Doch darf es auch nicht als ein von der Rinde abgetrenntes Exoplasma angesehen werden derart, wie sich bei den Teilungen ein besonderes Plasma um den Kern herum erkennen läßt (s. u. S. 122). Daß es sich nicht um ein solches kinetisches Plasma handelt, geht außer aus seiner vom Kern entfernten Lage auch aus weiteren Versuchen hervor.

Bei künstlicher Parthenogenese mit $MgCl_2$ zerlegt sich das Exoplasma in mehrere Herde, je mit Anteilen des Chromatins; das betreffende dritte Plasma verhält sich aber dabei ganz passiv, ist an den Strömungsvorgängen und der Astrosphärenbildung ganz unbeteiligt; höchstens wird es, wenn sich verschiedene Zellterritorien bilden, passiv und sekundär in solche hineingebracht. Ferner kann man durch Spätbefruchtung (Spermaeinwirkung, wenn die Eier etwa 18^h gewartet hatten) eine anormale Furchung mit zurückbleibender Plasmateilung erzielen. Gerade dies dritte Plasma bleibt dann bei den Teilungen am meisten zurück, oft gänzlich ungefurcht als ein gallertiger Kern im Innern, während das Endoplasma mit seinen Dotterkugeln der Teilung des Exoplasmas noch nachträglich folgen kann.

Nach alledem und besonders nach der Lagebeziehung zur späteren Gallerte möchte ich diese Schicht als eine Art »Gallertplasma« bezeichnen (der Name Hyaloplasma ist ja in anderem Sinne vergeben), dessen Existenz durch die in der Ontogenie so frühzeitig erscheinende Schirmgallerte bedingt ist. Durch dessen exzentrische Lagerung erhält das Geryonidenei schon vor der Reifung und Befruchtung einen ausgesprochen polaren Bau. Die Eier sind meistens rund, die ovalen Formen, die häufig auftreten, sind nicht die Regel. Dies zeigt sich darin, daß die Schichtung der Plasmasorten von der Form gänzlich unabhängig ist; es können die 3 Schichten sowohl in der Achse (längsovale Eier) als senkrecht zu ihr (querovale Eier) als auch schief liegen, so wie bei den durch Druck veränderten Eiern von Echinodermen (BOVERI), wo auch Strukturachse und geometrische Achse nicht zusammenfallen, der Kern liegt stets in der Richtung der Strukturachse, ganz an der Peripherie (mit der Bildung der Richtungskörper, ja sogar der Spindel nicht früher beginnend, als bis das Spermatozoon eingedrungen ist.) Bei *Geryonia* liegt der Kern wie in einer Lücke des Exoplasmas (Fig. 4), bei *Liriope* ist an dieser Stelle eine besondere Vorwölbung nach innen zu erkennen; es scheint sogar nach manchen Bildern (wofür die Kleinheit des Objektes günstig wäre), als sei das Exoplasma in 4 radial-symmetrischen Keilen hier stärker entwickelt, ganz entsprechend der späteren Verteilung des Ectoderms in der Subumbrella der Larve. Auch die erste Furchungsspindel steht genau senkrecht zur Schichtungsachse, so daß das »Gallertplasma« wie alles übrige auf die zwei ersten Blastomeren gleichmäßig verteilt wird. Je nachdem es sich um längsovale, querovale oder kugelige Eier handelt, kann man so zwei sehr schlanke, zwei breite oder zwei normale Blastomeren erhalten. Schon die nächste Teilung kann, auch wenn Exoplasma und Endoplasma gleichmäßig in den 4 Zellen enthalten sind, mit dem »Gallertplasma« ungleich verfahren, sicher ist dies aber bei der dritten Furche der Fall.

Auch der Verlauf der späteren Furchung und der Blattbildung läßt im Gegensatz zu den Angaben von FOL und METSCHNIKOFF stets eine polare Anordnung erkennen. Laut FOL entsteht aus einer in allen Stadien gleichwertigen 32 zelligen Blastula das Entoderm in zwei aufeinander folgenden ungleichen Radialteilungen durch Delamination, so daß die Furchungshöhle zur Entodermhöhle wird. Diese Angabe nebst schematischen Abbildungen, die noch in manchen Lehrbüchern bis heute mitgeführt werden, ist bereits von METSCHNIKOFF (1886) wesentlich berichtigt worden. Die Entodermbildung geschieht laut seiner Darstellung nicht auf einmal, sondern nach und nach, durch radiäre Teilung zuerst einzelner Blastodermzellen,

und zwar schon bei derjenigen Furche beginnend, die das 16 zellige Stadium zum 32 zelligen überführt. Die Bildung erfolgt aber auch nach seinen Angaben regellos von allen Seiten, »multipolar« und führt nach Ausprägung einer unregelmäßigen Entodermmasse zu einem Stadium zweier in allen Radien durchaus gleichgebauter Hohlkugeln, Ectoderm und Entoderm, zwischen denen sich ebenso gleichmäßig die Gallerte abscheidet. Die Ectodermverdickung für die Subumbrellar-anlage ist dann eine spätere Differenzierung, wenn sich die Entodermblase exzentrisch verlagert und an das Ectoderm angelegt hat. Nach meinen Ermittlungen über die Normalentwicklung, über die an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden soll, ist diese exzentrische Lage von vornherein durch die exzentrische Lage des »Gallertplasmas« gegeben, oder mit anderen Worten: »die polare Anordnung der Larve wird nicht nach einem indifferenten Stadium der zweiblättrigen Hohlkugel in der Ontogenese neu erworben, sondern leitet sich direkt von der Polarität des Eis her; sie ist bereits dort, wenn auch natürlich nicht im einzelnen topographisch festgelegt, »skizziert«, und bleibt, wenn sie auch in den Wechselfällen der Entwicklung etwas verwischt werden kann, doch typischerweise stets erhalten.

Dies zeigt sich schon in den erwähnten frühen Stadien, wonach mitunter die 4, jedenfalls aber die 8 ersten Zellen nicht mit allen Plasmen gleichmäßig bedacht werden, sondern das Gallertplasma der Anordnung im Ei entsprechend mehr der einen Gruppe zukommt und damit auch die Verteilung des Endoplasmas ungleichmäßig macht. Anders wäre auch das übereinstimmende Resultat von ZOJA und mir über die Unfähigkeit der $\frac{1}{8}$ -Blastomeren nicht zu erklären. Auch die Entodermbildung selbst ist laut meinen eigenen Bildern durchaus polar. Obschon zunächst alle Zellen einen endoplasmatischen Anteil haben, wird doch bei den radiären Teilungen die eine Seite des Eies in auffälliger Weise bevorzugt (Fig. 5). Auch die Gallert-



Fig. 5. Polar bevorzugte Entodermbildung des Keimes von *Liriopse*.

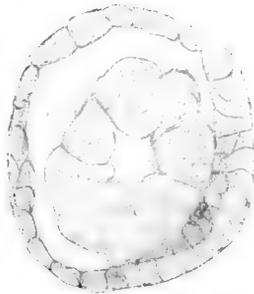


Fig. 6. Exzentrisch-(polare) Gallertbildung im zweiblättrigen Keim von *Liriopse*.

abscheidung geschieht exzentrisch, wenn das Entoderm gesondert ist, seine Hohlkugelform jedoch noch nicht erreicht hat, so daß es der einen Seite des Ectoderms, und zwar der differenzierteren, näher liegen bleibt (Fig. 6). Gallertausscheidung und Entodermordnung verlaufen nicht immer parallel; manchmal kann letztere etwas vorausgehen und schon eine weite Hohlkugel erzielt sein, wenn nur ganz wenig Gallerte zwischen dieser und dem Ectoderm abgeschieden ist; in anderen Fällen ist schon viel Gallerte da, während das Entoderm eine noch fast solide Masse, ans Ectoderm angedrängt, bildet. Man kann eine frühe Gallertabscheidung, die sich offenbar noch von den Substanzen im Ei herleitet und darum kaum mit einer Größenzunahme der Larve verbunden ist, von einer späteren, bei der Wasseraufnahme von außen hinzutreten muß und bei der sich eine starke Aufblähung zeigt, wohl auseinanderhalten. So wie die Lage der Gallerte bei der Larve der des Gallertplasmas im Ei ungefähr entspricht, so stimmt auch die Ectodermverstärkung an der einen Seite, die zum Subumbrellaring führt, mit der erwähnten Verstärkung des Exoplasmas im Ei am anderen Pol überein. Es entspräche dann die sogenannte »animale« Seite des Eies der Subumbrella der Meduse, was ja mit deren starker ectodermaler Differenzierung in Einklang steht; der hier durchgebrochene Mund ist eine späte Neubildung und entspricht nicht dem ursprünglichen vegetativen Pol und Hauptort der Entodermbildung (Gastrulamund). Darüber wie über darauf fußende »Homologien« speziell mit den Ctenophoren bedarf es noch weiterer Angaben. Jedenfalls aber besteht hier eine ziemlich determinierte Furchung und eine Beziehung der Organsysteme der Larve zum Aufbau des Eies.

Der auffallende Gegensatz dieser Trachomeduse zu dem Verhalten der Polypomedusen wäre zunächst so zu deuten, daß hier ein Polypenstadium gar nicht zustande kommt, sondern die Entwicklung sofort auf eine Meduse, und zwar eine solche mit stark und früh entwickelter Gallerte »hinsteuert«. Die Meduse selbst ist ein viel starres und weniger ausgleichsfähiges System als der labile und regenerationsfähige Polyp, dem ein noch plastischeres Larvenstadium, der zweiblättrige Schlauch der Planula, vorangeht, das hier durch die vorzeitige Gallertentwicklung ebenfalls unterdrückt ist.

Diese Auffassung wird durch die Experimente an Eiern der Polypomedusen bestätigt, sowohl durch die älteren Angaben von ZOJA an *Clytia*, *Laodice*, *Mitrocoma*, wie durch meine eigenen an *Clytia*, wie durch die gelegentlichen einiger Amerikaner (HARGITT, BROOKS und RITTENHOUSE), welche letztere aber nicht den auch hier

im Lauf der Entwicklung auftretenden Unterschied berücksichtigen. Ich selbst hatte gefunden, daß nach einer Furchungsperiode großer Labilität eine gewisse Einschränkung eintritt, dann aber wieder eine sehr große Ausgleichsfähigkeit (s. 1906 und Referat DRIESCHS 1906). Im Zusammenhalt mit den Beobachtungen über Normalentwicklung und neu von mir angestellten Experimenten an *Rathkea* ist dies so zu deuten, daß, abgesehen von der im Entwicklungsverlauf sich geltend machenden Starre, durch die Entodermbildung und deren Vorbereitung eine gewisse Ungleichheit im Zellmaterial selbst auftritt; die Entodermbildung geschieht zudem da polar. Später, wenn die Zweiblättrigkeit erreicht ist, ist die Larve wieder in allen Regionen gleichwertig (nur muß ein Stück natürlich beide Elementarorgane enthalten); die Planula ist noch sehr »plastisch«, wie auch die Untersuchungen TORREYS zeigen (1907). Es hängt nach ihm bei *Corymorpha* noch durchaus von äußeren Umständen ab, was oraler, was Ansatzpol wird. So besteht also, trotz der zeitweiligen Einschränkung, doch im ganzen eine viel größere Gleichwertigkeit der Keimteile als bei den Geryoniden.

Auch was sich über den Bau des ungefurchten Eies ermitteln läßt, stimmt damit überein. Nach allen Literaturangaben, auch nach den neuesten sorgfältigen Zusammenstellungen von TRINCI (1907), die sich allerdings mehr mit dem Kern befassen, ist das Plasma der Eier der Polypomedusen von einfacherem Bau und zeigt höchstens eine Differenzierung in einen Randsaum und in ein mehr oder minder mit Körnchen beladenes Endoplasma. Da bisher aber auch beim Geryonidenei ein polarer Bau nicht bekannt war, so habe ich doch noch durch eigene Nachuntersuchung bei Eiern von *Clytia*, *Rathkea* und anderen Leptolinen mich davon überzeugt, daß hier in der Tat ein »drittes« Plasma vollständig fehlt; ja auch der Unterschied von Exo- und Endoplasma hier minder ausgesprochen und eigentlich nur negativ ist, indem dem ersteren die Dottereinlagerungen fehlen. Die eigenartige schaumige Struktur des Endoplasmas, wie sie den Eiern der Trachylinen zukommt, wird hier vermißt, und ein Gallertplasma als »organbildender Stoff« ist hier überhaupt überflüssig.

Darin wäre also ein durchgreifender stofflicher Unterschied zwischen dem Ei der Leptolinen mit Generationswechsel und dem der Trachylinen mit direkter Entwicklung gegeben; aber mit der Regulationsfähigkeit geht dies doch nicht parallel; denn wir wissen ja aus früheren Teilungs- und Verlagerungsexperimenten an der Trachomeduse *Aegineta* (MAAS 1902), daß dort eine sehr weitgehende Ersatzmöglichkeit der Keimzellen untereinander und zum Ganzen besteht und von einer Determination keine Rede sein kann. Hier waren allerdings von mir auch

nur die zwei allen Medusen zukommenden Plasmaschichten beschrieben worden, und für den starken Exoplasmamantel eine ganz besondere Labilität als Ursache des guten Ausgleichs.

Eine Nachuntersuchung dieses Eies an frischem und konserviertem Material hat mir nun gezeigt, daß auch hier noch eine dritte gallertige Plasmaschicht unterschieden werden kann. Diese ist allerdings von der inneren Wabenschicht nicht so scharf gesondert, auch

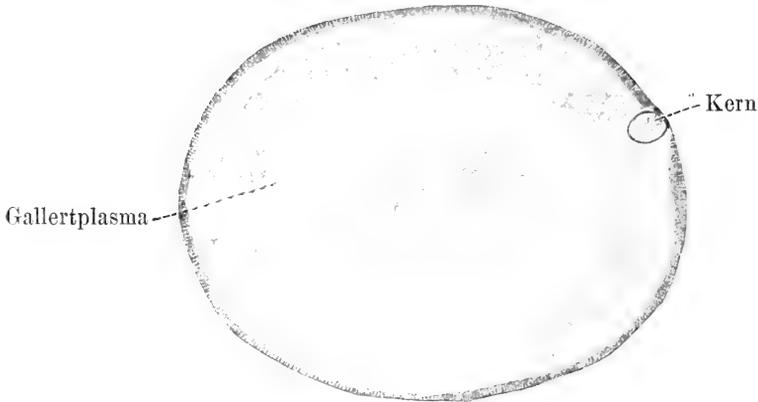


Fig. 7. Ei von *Aegineta flavescens* mit den 3 resp. 4 konzentrisch angeordneten Plasmen.

nicht stets sichtbar, sondern scheint sich manchmal mehr mit dem Endoplasma, resp. seinem Wabeninhalt zu vermischen und dann wieder deutlich herauszutreten; alsdann liegt sie aber niemals exzentrisch, sondern, wie ich nach Schnittbildern und zahlreichen Rekonstruktionen sagen kann, als eine konzentrische Hohlkugel inmitten des schaumigen Endoplasmas, so daß Endoplasma sie von innen ausfüllt und von außen umgibt (Fig. 7).

[STSCHEKANOWZEFF hat neuerdings (1906) bei *Aegineta* außer Exo- und Endoplasma ebenfalls noch eine dritte Plasmaart beschrieben. Soviel ich der russisch geschriebenen Abhandlung entnehmen kann, hat diese aber mit Gallerte gar nichts zu tun, sondern umgibt den Kern, d. h. die Spindel, als eine Art Kinetoplasma, das ich vom Exoplasma ableiten würde, gerade in Anbetracht der Bilder, die ich auch bei diesem Objekt bei künstlicher Parthenogenese mit $MgCl_2$ erhalten habe. Man sieht alsdann das Exoplasma simultan sich spalten und besondere Territorien auch im Innern mit zugehörigem Endoplasma bilden. Auch bei der Furchung der Geryoniden ist ein solches Kinetoplasma um die Kerne innerhalb des Endoplasma noch außer dem Gallertplasma zu beobachten, so daß man dann von

4 Plasmen reden müßte, wenn man nicht das um den Kern befindliche einfach zum Exoplasma rechnet.

Nicht recht erklären kann ich mir St.s Angabe, daß bei der Furchung gerade das Exoplasma ungeteilt bleiben soll und bis zum Morulastadium die Blastomeren eigentlich nur innerhalb des Endoplasma existieren. Auch mechanisch und cytologisch kann ich mir das nicht vorstellen. Ich habe gerade umgekehrt durch verzögerte Befruchtung auch hier eine Anzahl Bilder erhalten, wo die Furchen wohl von außen einschnitten, aber nicht ins Innere gelangten, sondern vor der Gallertschicht Halt machten, also eine durch Hemmung entstandene superfizielle Furchung. Eine Furchung, wie sie St. beschreibt, könnte ich mir nur denken, wenn die Außenschicht eine Art Hülle wäre, die nach ihrer Abscheidung mit dem eigentlichen Eiplasma gar nichts mehr zu tun hätte. So steht es nach den neuesten Ermittlungen von GOLDSCHMIDT und POPOFF (1908) mit der sogenannten hyalinen Plasmaschicht der Seeigelleier; diese darf aber darum entgegen der Meinung H. E. ZIEGLERS (1904) mit dem Exoplasma des Meduseneies durchaus nicht verglichen werden; dieses ist vielmehr eine von allem Anfang an, schon vor der Befruchtung vorhandene und weiter bestehende Schicht des eigentlichen Eiplasmas.

Schließlich bemerke ich noch, daß es mir nicht sicher erscheint, ob St. dieselbe Spezies vor sich gehabt hat; verweise aber, um hier nicht in systematische Erörterungen einzugehen, auf eine gleiche Anmerkung betreffend METSCHNIKOFFS Spezies in meiner früheren Arbeit (1902, S. 3)].

Diese Beschaffenheit des *Aegineta*-Eies, bei dem also zwar das Gallertplasma vorhanden ist, jedoch nicht in exzentrischer und starrer Lage, sondern konzentrisch und labil und auch in verhältnismäßig kleinerer Menge, läßt sich recht gut auf die Weiterentwicklung des Eies beziehen. Bei diesen Narcomedusen wird die Gallerte lange nicht so früh und in so bestimmter Weise abgeschieden als bei Geryoniden. Letztere mit ihrem »blasigen Typus« der Entwicklung bilden das Extrem einer Reihe; davon absteigend finden sich bei verschiedenen Narcomedusen alle möglichen Abstufungen bis zu solchen mit gewöhnlicher schlauchförmiger Larve ähnlich der Planula der Hyroiden (s. die Arbeiten von METSCHNIKOFF, WOLTERECK, MAAS u. a.). Solche Larven entwickeln zunächst noch keine Gallerte, sondern sichern ihre planktonische Lebensweise durch Schwebfortsätze (sehr frühzeitig entwickelte starre Tentakel), während die Gallerte erst sehr viel später und spärlicher in Erscheinung tritt. »Darum« zeigen denn auch deren Eier kein besonderes Gallertplasma, sowenig wie die der Polypomedusen. Ebenso wie in dem Entwicklungs-

gang selbst gibt es auch dann im Eibau von diesem zum anderen Extrem zahlreiche Abstufungen. Auf Einzelheiten davon, z. B. auf die merkwürdig großen Eier von *Solmissus*, deren differenzierter Bau schon O. und R. HERTWIG bei ihren Medusenuntersuchungen aufgefallen ist (1878), soll noch an anderer Stelle eingegangen werden.

Auch das Ei von *Gonionemus* ist in dieser Beziehung lehrreich. Ich habe hiervon bei einem kurzen Aufenthalt in Wood'shole dank dem Entgegenkommen der amerikanischen Kollegen, besonders F. R. LILLIES, lebendes Material beobachten und konservieren können. Es zeigt nicht die einfachere Struktur des Polypomeduseneies, bei dem Exo- und Endoplasma eigentlich nur quantitativ unterschieden wären (s. o.), sondern hat eine richtige schaumige Endoplasmaschicht, deren Vacuolen in einer besonderen konzentrischen Region sehr groß und zahlreich sind. Nach innen nehmen sie ab und ganz im Innern findet sich wieder ein gewöhnliches Plasma, wie sonst im Ei mit zahlreichen körnigen und stark gefärbten Einlagerungen. Man hätte also hier eigentlich auch drei Zonen, deren innerste aber kein Gallert-, sondern das gewöhnliche Plasma darstellt¹ und darum nicht dem der Geryoniden entspricht. Vielleicht wäre sie durch Entwakuolisierung aus den Bauverhältnissen bei *Liriope* usw. ableitbar, so wie man annimmt, daß *Gonionemus* sekundär wieder zu einem vorübergehend sessilen Stadium in der Entwicklung gekommen ist; vielleicht ist es auch die erst beginnende Vakuolisierung, je nachdem man die Stellung von *Gonionemus* auffaßt. — Jedenfalls zeigen auch hier Eibau und Entwicklung übereinstimmend eine Zwischenstellung.

Von großem Interesse wären schließlich noch die Scyphomedusen in Beziehung auf Eibau und im Verhalten nach Eingriffen. Experimente sind aber hier schwierig durch die besonderen biologischen Bedingungen (z. B. Verbleiben der Furchungs- und Keimblattstadien auf den Mundarmen der Mutter). Einiges von mir gelegentlich beobachtete, z. T. auch von »Naturexperimenten«, scheint mir auf eine weitgehende Gleichwertigkeit der Blastomeren zu deuten. Der Eibau zeigt bei den meisten von mir untersuchten Arten (besonders *Aurelia*, *Cyanea*) keine zonare Schichtung, nicht einmal eine rechte Unterscheidung von Exo- und Endoplasma, sondern eine gleichmäßig dichte Anfüllung mit Körnern verschiedener Größe und Tinktion, von denen höchstens ein schmaler Randsaum freibleiben

¹ Diese 3 Schichten sind natürlich andere als die durch Zentrifugieren gewonnenen, wobei, der Schwerkraft entsprechend, gewöhnliches Plasma, Vakuoleninhalt, Körner getrennt werden. Hierüber werden wohl noch amerikanische Forscher berichten, die sich jetzt so viel mit der Zentrifuge befassen.

kann. Das Plasma selbst ist von gleichmäßig dichter Struktur durch die ganze Eizelle hindurch und nach dem eventuellen Mangel der Körner in einer schmalen Randzone darf man noch nicht von einem besonderen Exoplasma reden. Die Körner sind anders als bei den Trachylinen und erinnern viel mehr an die massiven Dotterkörner, denen wir sonst im Tierreich begegnen. Alle diese Formen haben ein festsitzendes Scyphostomastadium, z. T. mit der Fähigkeit auch seitlicher Knospung. Nur die Acraspede *Pelagia* hat wie die Trachylinen eine holoplanktonische Lebensweise mit Ausschaltung des festsitzenden Stadiums in der Entwicklung, und gerade bei ihr zeigt sich auch im Ei ein schaumigeres (Endo?) Plasma und eine viel weniger massive Ausbildung der Dotterkörner.

Wenn wir diese Befunde bei verschiedenartigen Medusen überblicken, so erscheint eine Beziehung der Plasmaausprägung im Ei zu der systematischen Stellung und besonders zu Lebensgewohnheiten und Entwicklungsmodus unverkennbar. Diese Beziehungen sind zu mannigfach und verwickelt, um unter eine Formel gebracht werden zu können, so daß man z. B. sagen könnte, die Medusen mit direkter Entwicklung haben ein bestimmt gebautes gallertiges schwebfähiges Ei, die mit Generationswechsel ein isotropes, mit Dotter gleichmäßig erfülltes sinkendes. Es ist ja wohl die direkte hypogenetische Entwicklung aus der mit Generationswechsel entstanden (wenn auch in anderer Weise, als es frühere embryologische Untersuchungen darstellten), und umgekehrt kann sich bei holoplanktonischen Gruppen wieder sekundär ein Festsitzen und Sprossen einstellen (s. parasitische *Cunininen*, oder *Gonionemus*). Es kann ferner ein Sinken des Eies auch bei pelagischen Tieren notwendig sein, wenn ihre Stadien die Tiefsee aufsuchen; es kann der Dotter sowohl beschwerend wirken, als auch in anderen Fällen durch Fettgehalt für spezifische Erleichterung sorgen; es kann das Schweben auch noch durch andere Dinge erreicht werden, außer durch Gallerte, so durch Schwebfortsätze.

Es existieren also innerhalb der Gruppen noch vielerlei Besonderheiten, die einen einheitlichen Gesichtspunkt erschweren; aber doch läßt sich ein gewisser Grundplan erkennen, der sich schon im Ei geltend macht, und auch in der Entwicklung bestimmend wirkt. Gerade die Medusen mit ihren verschiedenartigen Abstufungen sind dafür lehrreich, daß man damit nicht zu einem allgemeinen Prinzip der organbildenden Keimbezirke zurückzukehren braucht, sondern zeigen, daß eine strengere Lokalisation nur unter besonderen Verhältnissen stattfindet. Wohl aber beweisen sie die Bedeutung »organbildender Stoffe« und ihrer gesetzmäßigen Verteilung im Ei. Sie sind somit

auch ein Beitrag zur höheren Bewertung des Plasmas für die Entwicklung, im Gegensatz zur ausschließlichen Berücksichtigung des Kerns.

Literatur.

1907. BARFURTH, D., Regeneration und Involution 1906. In BONNET und MERKEL, *Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch.* Bd. 16.
1907. BROOKS und RITTENHOUSE, Structure and Development of *Turritopsis nutricola*. *Proc. Boston. Soc. Nat. Hist.* vol. 23.
1896. DRIESCH, H., Betrachtungen über die Organisation des Eis und ihre Genese. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. IV.
1906. — Die Physiologie der tierischen Form. Aus: *Ergebn. Physiol.* 5. Jahrg.
1903. FISCHEL, A., Entwicklung und Organdifferenzierung. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 15.
1903. — Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie. *Verh. Deutsch. Pathol. Gesellsch.* V.
1873. FOL, H., Die erste Entwicklung des Geryonideneis. *Jen. Zeitschr. Med. Naturw.* Bd. 7.
1908. GOLDSCHMIDT, R. und M. POPOFF, Über die sog. hyaline Plasmaschicht der Seeigel. *Biol. Zentralbl.* Bd. 28.
1906. HARGITT, CH. W., The Organization and Early Development of the egg of *Clava leptostyla* Ag. *Biol. Bull.* Vol. 10.
1878. HERTWIG, O. und R., Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena.
1902. MAAS, O., Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. *Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München* 1901.
1903. — Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik). Wiesbaden.
1906. — Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 82.
1874. METSCHNIKOFF, E., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 24.
1882. — Vergleichend embryologische Studien. 1. Entodermbildung bei Geryoniden. *Ibid.* Bd. 36.
1886. — Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Mit Atlas. Wien.
1907. PRZIBRAM, H., *Experimentalzoologie. I. Embryogenese.* Leipzig und Wien.
1888. ROUX, W., Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der ersten beiden Furchungskugeln. *VIRCHOWS Arch.* Bd. 114.
1895. — Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig.
1895. — Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. I.
1902. — Über die Selbstregulation der Lebewesen. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. XIII.
1906. STRASSEN, ZUR, Die Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megalocephala* als Grundlage zu einer Entwicklungsmechanik dieser Spezies. *Zoologica.* Bd. 17.
1905. STSCHEKANOWZEFF, J., Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Coelenteraten. (Russisch.) *Nachr. Ges. Freunde der Naturw. Moskau.* Bd. 110.

1907. TORREY, W. B., The development of *Corymorpha palma* from the egg. Univ. Calif. Publ. Zoology. Vol. 3.
1907. TRINCI, G., Studii sull' oocite dei Celenterati durante il periodo di crescita. Arch. Anat. Embriol. Vol. V.
1904. WILSON, E. B., Experimental Studies on Germinal Localization. 1. The Germ Regions in the Egg of *Dentalium*. Journ. Exp. Zool. Baltimore. Vol. I.
1904. — Idem. 2. Experiments on the Cleavage Mosaic of *Patella* and *Dentalium*. Ibid.
1905. WOLTERECK, R., Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 15. Vers.
1904. ZIEGLER, H. E., Die ersten Entwicklungsvorgänge am Echinodermenei, insbesondere die Vorgänge am Zellkörper. Jena. Festschrift für HAECKEL.
1895. ZOJA, R., Sullo sviluppo dei blastomeri isolati di alcune Meduse. Arch. Entw.-Mech. Bd. 1 u. 2.

Vortrag des Herrn EUGEN WOLF (Frankfurt a. M.):

Die geographische Verbreitung der Phyllopoden, mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands.

Die Ordnung der Phyllopoden wurde 1806 von LATREILLE aufgestellt. Der erste Vertreter dieser Tiergruppe wurde jedoch schon 1709 von PETIVER kurz beschrieben und abgebildet. Immerhin sind diese zum Teil bis 10 cm großen Tiere der Wissenschaft verhältnismäßig spät bekannt geworden, was wohl darauf zurückzuführen sein dürfte, daß sie sich einesteils in Heide- und Steppengegenden, also kulturarmen Landstrichen vorzugsweise vorfinden, und daß andern-teils ihr Vorhandensein durch das meist schmutzige, trübe Wasser nur zu gut unsern Blicken entzogen wird.

1732 wurde durch FRISCH und 1737 von KLEIN über das Vorkommen von *Apus* berichtet, aber erst die heute noch mustergiltigen Darstellungen des Regensburger Pfarrer SCHÄFFER von *Apus* und *Branchipus* in den Jahren 1752—1756 vermittelten eine genauere Kenntnis dieser Formen und erweckten das Interesse weiterer Kreise für diese Tiere.

1819 wurde von LEACH das *Genus Artemia* hinzugefügt, die Art selbst war schon 1756 von SCHLOSSER beschrieben worden.

1820 stellte BRONGNIART das *Genus Limnadia* auf, dessen erster Vertreter schon 1804 durch HERMANN bekannt geworden war. 1837 folgte *Estheria* (RÜPPELL) bzw. *Cyxicus* (AUDOUIN), und 1845 als letztes das schon O. F. MÜLLER als *Lynceus* bekannte *Genus Limnetis*.

Hiermit waren die Grundpfeiler der Systematik gelegt, wenn sich auch die Kenntnis der Arten nur auf ungefähr 10 Formen beschränkte. Im Gegensatz zu andern Tiergruppen hatte eine andere

Seite der zoologischen Forschung, die Biologie, namentlich inbezug auf Lebensweise und Fortpflanzung schon zu dieser Zeit sehr schöne Erfolge aufzuweisen.

BAIRD, S. FISCHER, LOVÈN, LIEVIN, KING, KLUNZINGER, CLAUS, LILLJEBORG, GRUBE, BRAUER, PACKARD u. a. und in neuester Zeit namentlich SARS haben die Kenntnis der Arten in rascher Aufeinanderfolge vermehrt, so daß SIMON in seiner Monographie 1886 ungefähr 150 Formen aufzählt, unter denen sich allerdings eine Reihe von Synonymen, sowie manche zweifelhafte Arten befinden. Nach meinen bis auf die letzten Veröffentlichungen sich erstreckenden Ergänzungen besitzen wir nunmehr Kenntnis von 174 sicheren Arten, sowie 25 zweifelhaften Formen.

Die *Phyllopoden* vereinigen in sich eine überaus große Formenmanigfaltigkeit von so weitgehenden gestaltlichen Unterschieden, daß bei einer oberflächlichen Betrachtung ihre Zusammengehörigkeit überhaupt nicht in Frage kommen würde; denn neben den Apodiden mit ihrem großen Rückenschild weisen alle Formen der Branchipodiden überhaupt keine Bedeckung auf, die Limnadiden dagegen besitzen eine zweiklappige Schale, die ihnen eine solche Ähnlichkeit mit gewissen Muscheln verleiht, daß tatsächlich auch manche Formen schon als solche beschrieben worden sind.

Zwei Merkmale jedoch sind für ihre Zusammengehörigkeit von ausschlaggebender Bedeutung:

1. der übereinstimmende Bau der reichgegliederten Blattfüße, und
2. die charakteristischen überaus interessanten Lebensverhältnisse namentlich inbezug auf Vorkommen, Lebensdauer, Fortpflanzung usw.

Es würde hier zu weit führen den Verbreitungsbezirk jeder einzelnen Art zu erwähnen; wir müssen uns vielmehr darauf beschränken, den Gesamtbestand der verschiedenen Erdteile festzustellen, sowie die Ursachen zu ergründen, welche diese geographische Verteilung veranlaßt haben mögen.

Eine Zusammenstellung gibt uns nachstehende Tabelle.

| Erdteil | Apodiden | Branchipodiden | Limnadiden | Gesamtzahl |
|---------------|----------|----------------|------------|------------|
| Europa | 5 | 13 | 6 | 24 |
| Asien | 8 | 11 | 20 | 39 |
| Afrika | 13 | 21 | 19 | 53 |
| Amerika | 12 | 17 | 22 | 51 |
| Australien | 2 | 5 | 18 | 25 |
| Gesamtbestand | | | | 192 |

Was ersehen wir nun aus diesen Zahlen? In Wirklichkeit sind bis jetzt 33 Apodiden, 56 Branchipodiden und 85 Limnadiden also insgesamt 174 Arten bekannt. Die Differenz erklärt sich dadurch, daß sich gewisse Arten in verschiedenen Erdteilen vorfinden und so den oben angegebenen Gesamtbestand vergrößern. Ferner beweisen sie ohne weiteres, selbst wenn die außerordentlich verschiedene Größe der einzelnen Erdteile in Betracht gezogen wird, den verschiedenen Kulturstand der 5 Erdteile in der Weise, daß Erdteile mit großen unkultivierten Landstrichen auch eine große Anzahl von Phyllopoden aufweisen werden. So steht Afrika mit 53 Arten oben an, Amerika in seiner Gesamtausdehnung folgt mit 51, von Asien sind bis jetzt nur 39 bekannt, von dem kleinen Australien wurden 25 Arten beschrieben, Europa dagegen weist nur 24 Formen auf. Hierbei würde noch besonders zu berücksichtigen sein, daß der Bestand an Arten in Europa wohl endgültig festgelegt sein dürfte, während die übrigen Erdteile noch große unerforschte Strecken zu verzeichnen haben.

Sodann zeigt sich, daß eigentlich überall die Limnadiden als die ursprünglichsten Formen, deren Vorhandensein schon im Devon nachgewiesen werden konnte, bei weitem in der Überzahl auftreten, die Apodiden dagegen gegenüber den beiden andern an Zahl sehr weit zurückstehen.

Nunmehr möchte ich versuchen die Phyllopoden nach ihrem Auftreten und nach ihrer Lebensweise zu beurteilen.

Im Jahre 1904 hatte ich in Tübingen Gelegenheit, ihnen einige Feststellungen über die Biologie der Copepoden vorzutragen, die im wesentlichen darauf hinausliefen, daß bei ihnen Kaltwasserformen, Warmwasserformen und perennierende Formen unterschieden werden können. Die Phyllopoden unter diesen Gesichtspunkten betrachtet lassen ähnliche Unterschiede in noch viel deutlicherem Maße hervortreten.

Warmwasser- und Kaltwasserformen, oder in anderer Weise ausgedrückt Arten subtropischen und solche arktischen Ursprungs, in Mittel-Europa vielleicht treffender als Eiszeitrelikten bezeichnet, stehen sich in ausgeprägtem Gegensatz gegenüber. Einige Arten sind allerdings in ihrer Anpassungsfähigkeit schon soweit vorgeschritten, daß sie während ihres Lebens ziemlich große Temperaturschwankungen auszuhalten vermögen. Hierfür einige Beispiele. Unter den Apodiden unterscheiden wir die Gattungen *Apus* und *Lepidurus*, oder wie schon SCHÄFFER sich ausdrückt Kiemenfüße mit kurzer und solche mit langer Schwanzklappe. Die letzteren also die *Lepidurus*arten sind typische Kaltwasserformen, was schon daraus

hervorgeht, daß sich die Mehrzahl von ihnen in den arktischen Regionen vorfindet, einzelne kommen in der nördlichen und südlichen gemäßigten Zone vor und nur eine Art dringt bis zum Nordrande von Afrika vor.

Professor ZSCHOKKE hat in seinem Referat auseinandergesetzt, daß solchen Relikten zwei Möglichkeiten übrigbleiben, um auch in wärmeren Gegenden die ihnen zusagenden Lebens- namentlich aber Temperaturbedingungen zu finden: 1. sie ziehen sich in die höheren Regionen der Gebirge zurück, 2. sie suchen ihre Zuflucht in den tieferen Regionen größerer Seen. Beide Auswege können für die Phyllopoden nicht in Betracht kommen, denn einesteils sind sie typische Bewohner der Ebene, wenn auch *Apus* in Norwegen schon in 3100 Fuß, in Armenien sogar in 10000 Fuß Höhe aufgefunden worden ist, andernteils finden sie ihre Lebensbedingungen nur in seichten Tümpeln und Teichen, die eine größere Zeit des Jahres hindurch trocken liegen oder durch Menschenhand trocken gelegt werden.

Um also ihr Auftreten innerhalb ganz bestimmter Temperaturgrenzen zu ermöglichen mußte der Zeitpunkt desselben je nach der mehr nördlichen oder südlichen Lage ihres Aufenthaltsortes in hohem Maße modifiziert werden, wie es uns z. B. die *Lepidurus*arten deutlich zeigen. In Spitzbergen, Sibirien, Grönland usw. erscheinen sie in den Sommermonaten sobald in genügendem Maße Schmelzwasser vorhanden ist, um in wenigen Wochen zu erstaunlicher Größe heranzuwachsen. In Mitteleuropa erscheint *Lepidurus* Ende Februar oder Anfang März als *Nauplius*, um schon im April wieder zu verschwinden. Nur besonders kühle, schattenreiche Fundorte ermöglichen sein Auftreten bis in den Mai. Unsere *Lepidurus*art ist aber meist auch bedeutend kleiner, als die hochnordischen Formen, jedoch an günstigen Örtlichkeiten erreichen sie oft das Doppelte der Durchschnittsgröße. Ich konnte auch konstatieren, daß nur in Einzelfällen Wassermangel die Tiere zum Absterben brachte, viel häufiger waren es Temperatursteigerungen, die ihr Eingehen herbeiführte, und BRAUER hat auf experimentellem Wege nachgewiesen, daß *Lepidurus apus* L. nicht über 15° C Wassertemperatur ertragen kann.

Die *Streptocephalus*arten, also Angehörige der Branchipodiden finden sich nur in wärmeren Gegenden und so steht Afrika mit 11 Arten oben an, während Europa nur einen Vertreter aufweisen kann. Sie können wir deshalb als subtropische Formen ansprechen.

Polyartemia sodann ist ein rein nordisches Tier, das sich circum-polar in der arktischen Region vorfindet.

Sind so manche Arten an bestimmte Temperaturgrenzen, bzw.

gewisse Klimate gebunden und hiermit ihr geographisches Vorkommen auf bestimmte Breitengrade beschränkt, so haben wir im Gegensatz hierzu Formen, die als Kosmopoliten anzusprechen sind. Hierher gehört vor allem *Artemia*. Meiner Ansicht nach sind die bis jetzt beschriebenen 16 Spezies dieses Salzkrebsehens alle auf die bekannte Art *Artemia salina* L. zurückzuführen, und ich stütze mich hierbei auf ein reiches Material aus allen Teilen Europas, Asiens, Afrikas und Amerikas, das mir von den verschiedensten Museen bereitwilligst zur Verfügung gestellt worden ist. Die Gründe für diese universelle Verbreitung können mit großer Wahrscheinlichkeit angegeben werden. Ihre Variabilität an ein und demselben Aufenthaltsort, die rein von der Konzentration des Salzgehalts abhängig ist, darf als bekannt vorausgesetzt werden, sie hat ja SCHMANKEWITSCH veranlaßt die Ansicht auszusprechen, man könne durch allmähliche Veränderung des Salzgehaltes *Artemia* in *Branchipus* und umgekehrt verwandeln, was aber in keiner Weise aufrecht zu erhalten ist. Wenn auch hierbei namentlich das Abdomen in bedeutendem Maße variiert, so verändern sich hierbei die gerade bei den Branchipodiden für die Bestimmung überaus wichtigen zweiten Antennen, hauptsächlich die sogenannten Greifantennen des ♂, nicht im geringsten. Gerade diese ausschlaggebenden Bestimmungsmerkmale fand ich bei amerikanischen wie asiatischen, afrikanischen und europäischen Exemplaren von *Artemia* vollständig übereinstimmend. Auf seichte, salzhaltige Tümpel angewiesen, die hauptsächlich in der Nähe der Küste angetroffen werden, hat sich diese Art längs der Festlandküsten ausgebreitet, so ist es ihr dann auch gelungen Meerengen zu überschreiten, hierdurch einen Erdteil um den andern erobernd, um von den Küsten aus in das Innere des Landes vorzudringen, in Salinen und Salzseen sich heimisch zu machen, gleichzeitig aber sich auch allen Klimaten und einem außerordentlich verschiedenen Salzgehalt anpassend, um sich schließlich im Norden von Sibirien eben so wohl zu fühlen wie unter den sengenden Strahlen der ägyptischen Wüstensonne. So ist es dann zu erklären, daß eigentlich nur *Artemia* während des ganzen Jahres in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen bald in größerer bald in geringerer Anzahl sich vorfindet, während allen übrigen Phyllopoden eine verhältnismäßig kurze Lebensdauer beschieden ist.

Einen weiteren Vorzug hat die genannte Art mit einer *Limnadiide*, *Cyclestheria hislopi* (BAIRD) gemein, die sich sowohl im Süden von Asien, als auch in der Nähe der Ostküste Afrikas, in den westlichen Küstenregionen Südamerikas wie auch in Australien vorfindet, nämlich eine doppelte Fortpflanzungsweise. Unter günstigen Lebensbedingungen werden auf parthenogenetischem Wege neue Generationen

erzeugt, die sich im Eisack, bezw. Brutraum des Weibchens entwickeln. Erst beim Eintritt ungünstiger Lebensverhältnisse (Austrocknen, Nahrungsmangel) treten Männchen auf und sie gehen zur geschlechtlichen Fortpflanzung, d. h. zur Bildung von Dauereiern über.

Mit Ausnahme der zwei genannten Arten sind die Vertreter der östlichen und westlichen Halbkugel in hohem Maße verschieden, auf jeden Fall finden sich nie die gleichen Arten, auch nördlich und südlich des Äquators zeigt sich ein nahezu ausnahmslos verschiedener Formenkreis. Hieraus dürfen wir wohl schließen, daß

1. durch die Ozeane eine unüberbrückbare Kluft zwischen Ost und West geschaffen ist, und daß
2. die Tropen, die sich mit ihrem feuchtwarmen Klima in keiner Weise für das Gedeihen dieser Tiergruppe eignen, eine kaum zu durchbrechende Grenzscheide darstellen.

3. lehrt uns ein Vergleich der Arten diesseits und jenseits hoher Gebirge, daß auch diese das Vordringen einer Art vollständig hemmen können. Wo aber solche Hindernisse nicht im Wege stehen, ist das Verbreitungsgebiet namentlich in nord-südlicher Richtung außerordentlich ausgedehnt. *Apus cancriformis* Schäffer finden wir in großen Exemplaren bei Königsberg so gut wie auf der Südspitze Spaniens oder dem Nordrande Afrikas. Als treuer Begleiter steht ihm hierbei *Branchipus pisciformis* Schäffer zur Seite.

Für die Verbreitung von Norden nach Süden und umgekehrt möchte ich hauptsächlich die Zugvögel verantwortlich machen, für kürzere Strecken sind wohl die Luftströmungen von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

Dieser oft bedeutende Unterschied in der geographischen Lage der Fundorte gleicher oder verwandter Arten geht nicht spurlos an der Gattung wie an der einzelnen Art vorüber.

Er macht sich vor allem bemerkbar im Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter. Von *Limnadia lenticularis* L. ist bis jetzt überhaupt noch kein Männchen aufgefunden worden, obwohl Tausende von Exemplaren daraufhin untersucht worden sind. Die Limnadiaarten wärmerer Zonen zeigen regelmäßig ungefähr die gleiche Anzahl in beiden Geschlechtern.

Bei den Apodiden wurde 1857 zum erstenmal durch KOZUBOWSKY Männchen konstatiert, so daß sich über ein Jahrhundert die Meinung SCHÄFFERS aufrecht erhalten hatte, es hier mit Zwittern zu tun zu haben. Von manchen Lepidurusarten der arktischen Gebiete sind auch heute noch keine Männchen aufgefunden worden, bei *Lepidurus Lubbocki* dagegen, der wie erwähnt in Syrien und am Nordrande

Afrikas sich vorfindet, ist meist das männliche Geschlecht in der Überzahl vorhanden. Von *Apus cancriformis* gibt es Fundorte, wo durch viele Jahre hindurch sich erstreckende Untersuchungen unter Tausenden von Exemplaren kein einziges Männchen konstatiert werden konnte, in der Umgegend von Frankfurt zeigen sich bis zu 5 % Männchen, Material aus Südspanien dagegen wies auf 2 Weibchen 3 Männchen auf. Nahezu bei allen afrikanischen Apusarten sind die Männchen weitaus in der Mehrzahl und namentlich bis zur Geschlechtsreife den Weibchen auch an Größe weit voraus. Auf Grund eines ungemein reichen Materials, welches daraufhin untersucht wurde, möchte ich den Schluß ziehen, daß somit das Klima einen Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter ausübt, in der Richtung, daß gegen den Äquator zu die Zahl der Männchen zunimmt.

Aber auch morphologische Veränderungen lassen sich in dieser Beziehung feststellen. Bei den *Lepidurus*arten, also Formen arktischen Ursprungs, bedeckt der Schild oft den ganzen Körper, so daß nur die Schwanzfäden frei hervorragen. Schon bei den Apusarten der gemäßigten Zone ist der Schild nahezu auf die Hälfte der Körperlänge reduziert, bei den subtropischen Arten dagegen sind oft $\frac{3}{4}$ des Körpers unbedeckt.

Ganz analog verhalten sich die fußfreien Segmente des Abdomens der Apodiden. Bei *Lepidurus glacialis* Kr. finden sich nur 4 Segmente des Abdomens ohne Beinpaare, im Gegensatz hierzu zeigt eine Art Afrikas, *Apus elongatus* Thiele (= *namaquensis* Sars), 18 fußfreie Segmente, und stets ist die Zahl bei den Männchen der betreffenden Art größer als bei den Weibchen.

Doch ist diese Segmentzahl selbst bei der einzelnen Art nicht immer konstant, ich habe in dieser Hinsicht ein größeres Material von *Apus cancriformis* untersucht und konnte konstatieren, daß diese Art in Spanien und Nordafrika mehr fußfreie Segmente aufweist als an deutschen Fundorten.

Ein weiterer Unterschied zwischen Kalt- und Warmwasserformen liegt sodann in der Beschaffenheit der Dauereier. Die von den meisten Forschern vertretene Ansicht, daß dieselben, damit sie sich weiter entwickeln können oder, genauer ausgedrückt, um dem Nauplius das Ausschlüpfen zu ermöglichen, eine Trockenperiode durchmachen müssen, ist schon von vielen Seiten angefochten worden; aber meines Erachtens nach ist der Gegenbeweis bis jetzt noch in keinem einzigen Falle erbracht worden. Meine eigenen Untersuchungen, allerdings nur an einheimischen Arten, haben bis jetzt nur die Richtigkeit der erstgenannten Ansicht bestätigen können, doch möchte ich diese Erfahrungstatsache dahin erweitern, daß die

Eier der Warmwasserformen eintrocknen müssen, um das Ausschlüpfen der neuen Generation zu ermöglichen, die Eier der Kaltwasserformen dagegen bedürfen des Einfrierens, um ihre Hüllen sprengen zu können. Hiermit deckt sich auch die von manchen Forschern erwähnte Beobachtung, daß die Dauereier mancher Phyllopoden bei Wasserzusatz schwimmen, andere aber am Grunde liegen bleiben. Erstere gehören den Warmwasser-, letztere den Kaltwasserformen an.

Daß bei letzteren an vielen Orten nur das Einfrieren in Betracht kommen kann, geht zur Genüge daraus hervor, daß die Schmelzlachen Spitzbergens oder Grönlands kaum je vollständig austrocknen dürften, denn solange sich die Temperatur über dem Nullpunkt bewegt, haben sie auch jederzeit neuen Zufluß von Schmelzwasser, sinkt sie aber unter den Gefrierpunkt, so müssen in kürzester Zeit die abgelegten Eier von Eis, bzw. gefrorenem Boden umschlossen sein, um dann das gleiche Schicksal zu teilen.

Auch die bisherigen Versuche mit unseren einheimischen Kälteformen legen diese Ansicht nahe.

Betrachten wir nun unter den aufgeführten Gesichtspunkten die Vertreter der Phyllopoden in Deutschland.

Bis jetzt sind folgende Arten festgestellt worden:

1. *Apus cancriformis* Schäffer,
2. *Lepidurus apus* (L.) (= *productus* Bosc),
3. *Artemia salina* (L.),
4. *Branchipus pisciformis* Schäffer,
5. *Chirocephalus grubei* (Dyb.),
6. *Chirocephalus diaphanus* Prevost,
7. *Chirocephalus josephinae* (Grube),
8. *Streptocephalus auritus* (Koch) (= *torvicornis* Waga),
9. *Leptestheria dahalacensis* (Rüppell),
10. *Estheria tetracera* (Krynicky),
11. *Limnadia lenticularis* (L.),
12. *Lynceus* (= *Limnetis*) *brachyurus* O. F. Müller.

Wir besitzen demnach immerhin die Hälfte aller europäischen Formen. Von den umliegenden Ländern sind Rußland und Österreich-Ungarn bedeutend reicher, Frankreich kann nach SIMON nur 9 Vertreter aufweisen und in der Schweiz ist nach meinem Wissen überhaupt noch kein Phyllopode aufgefunden worden.

Auch innerhalb Deutschlands ist der Reichtum ein verschiedener. Im allgemeinen sind die Grenzgebiete im Osten und Westen reicher bedacht, was wohl darauf zurückzuführen sein dürfte, daß sowohl von Rußland bzw. Österreich-Ungarn als von Frankreich aus verschiedene Arten eingedrungen sind, die jedoch bis jetzt noch nicht

ins Innere Deutschlands gelangten. Ferner ist Norddeutschland, sowohl was Fundorte als auch Arten anbelangt, günstiger gestellt als Süddeutschland. Namentlich die Kaltwasserformen treten im Norden sehr zahlreich auf, während sie großen Gebieten Süddeutschlands, z. B. Württemberg und Baden, vollständig fehlen.

Es würde zu weit führen, auf jede einzelne Art einzugehen, und ich möchte mich damit begnügen, den Gegensatz zwischen Sommer- und Winterformen, namentlich hinsichtlich ihres biologischen Verhaltens, hervorzuheben.

Die Wasseransammlungen der wärmeren Zonen weisen während der kurzen Zeit ihres Bestehens einen solchen Nahrungsreichtum auf, daß es uns hier erklärlich erscheint, wenn oft 5 verschiedene Phyllopodenarten nebeneinander vorgefunden werden. Statt diesem Nebeneinander ergibt sich in den gemäßigten Zonen ein Nacheinander, was nicht nur auf die ungünstigeren Nahrungsverhältnisse, sondern auch auf die verschiedenen Ansprüche an die Wassertemperatur zurückzuführen ist. Sehr häufig findet sich in den ersten Frühjahrsmonaten eine *Apus*- und eine *Branchipus*art, die im Sommer durch 2—3 neue Arten abgelöst werden. Schon DADAY hat auf diesen Gegensatz aufmerksam gemacht, aber er ließ sich hierdurch zu der völlig irrigen Ansicht verleiten, daß hier verschiedene Generationen ein und derselben Art vorliegen, nur mit ausgeprägtem Saisondimorphismus, wie es jetzt bei einer Reihe von Daphniden festgestellt ist; allein gerade die ungarischen Formen des Kaltwasser- und des Warmwassertypus gehören weit auseinanderstehenden, gut begründeten Gattungen an. Meist vereinigt ein und derselbe Tümpel nicht alle Ansprüche der zwei genannten Typen, und deshalb trifft man sie häufig in zwar nur einige Meter voneinander entfernten Tümpeln, die aber biologisch in großem Gegensatz zueinander stehen. *Lepidurus apus* und *Chirocephalus grubei*, als die Vertreter der Kaltwasserformen, lieben moorigen, jedoch mit Sand untermischten Boden, wie er sich hauptsächlich in Norddeutschland findet. Waldgräben, Viehweiden, Ackerfurchen, überschwemmte Wiesen sind ihre Heimstätte, das Wasser ist stets klar, so daß die Tiere genau beobachtet werden können. Einen auffallenden Gegensatz hierzu bieten die Fundorte der Sommerformen, ich nenne hier nur *Apus canceriformis* und *Branchipus pisciformis*, der den ersteren meist getreulich begleitet. Die Lage des Fundortes ist sonnig, der Untergrund nahezu immer von lehmiger Beschaffenheit, dem Sand beigemischt sein kann. Durch die unaufhörliche Wühlarbeit der *Apus*individuen erscheint das Wasser vollständig trüb, so daß die Anwesenheit der Tiere überhaupt nur bemerkt wird, wenn sie auf kurze Zeit, was namentlich

abends der Fall ist, an der Oberfläche erscheinen. Sehr häufig fand ich solche Wasseransammlungen mit einzelligen grünen Algen in Form einer Wasserblüte überzogen. Dieser Verschiedenartigkeit des Aufenthaltsortes reiht sich, wie schon erwähnt, ein ebenso großer Unterschied in bezug auf den Zeitpunkt des Auftretens dieser Formen an. Die genannten Kaltwasserformen trifft man schon Mitte März oder Anfang April als vollständig erwachsene Individuen. Sie fristen ihr Leben so lange, bis die Frühlingssonne den Aufenthaltsort über 15° C. erwärmt, was dann das rasche Eingehen dieser beiden Vertreter zur Folge hat. Ungefähr bei der gleichen Temperatur beginnen die erwähnten Sommerformen aufzutauchen. Sie sind über ganz Deutschland ziemlich gleichmäßig verbreitet. Läßt sich bei den Kälteformen immer nur eine Generation konstatieren, so konnte ich bei den Vertretern des andern Typus von Mai bis Ende September bis zu 4 Generationen nachweisen, aber jedesmal war der Tümpel vorher ausgetrocknet, so daß die Eier die notwendige Trockenperiode, wenn auch nur wenige Tage lang, durchgemacht hatten, um durch neue Regengüsse wieder unter Wasser gesetzt zu werden. Hierbei klärte sich auch die von mir des öfteren beobachtete Erscheinung auf, daß in einem Tümpel neben wahren Riesen, z. B. von *Apus*, kleine von nur 1 cm Länge gefangen wurden, denn in solchen Fällen war der tiefste Teil des Tümpels nie ganz von Wasser entblößt worden, und so konnten dort einige Tiere ihr Leben weiter fristen, bis neue Regenfälle dem Tümpel seine ursprüngliche Ausdehnung gaben, damit aber auch eine neue Generation ins Leben rufend, welche neben der vorhergehenden heranwuchs. Der Charakter von *Limnadia lenticularis*, *Estheria tetracera* und *Lynceus brachyurus* ist noch nicht einwandfrei festgestellt. Sie alle finden sich nur an vereinzelt Orten in Deutschland und bevorzugen überschwemmte Wiesen, flache Fischteiche, die den Winter über trocken gelegt werden, oder mit Regenwasser sich anfüllende Gräben. Sie tragen also in dieser Beziehung den Charakter der Frühjahrsformen, auch ihre Nauplien erscheinen oft schon Anfang April, um jedoch bis Juli und August auszudauern. Dagegen sind *Chirocephalus diaphanus*, der nur einmal in der Nähe von Bonn (1846) aufgefunden wurde, und *Leptestheria dahalacensis* subtropischen Ursprungs, gehören also zu den Warmwasserformen, denn ihr Hauptverbreitungsgebiet findet sich im Norden Afrikas. Das Vordringen der letzteren Art ist sehr lehrreich. Von RÜPPELL in Abessinien aufgefunden, wurde sie später auch in Kleinasien und Mesopotamien festgestellt, einerseits drang sie nun bis nach Turkestan vor, andererseits kann sie durch Rumänien, Ungarn und Österreich bis an die deutsche

Grenze verfolgt werden, von wo mir aus Ingolstadt und Augsburg Material vorlag.

Chirocephalus josephinae konnte zum erstenmal neben *Estheria tetracera* in Posen festgestellt werden. Er findet sich sonst hauptsächlich in den russischen Ostseeprovinzen.

Artemia salina kenne ich nur aus Greifswald. *Streptocephalus auritus* Koch (= *torvicornis* Waga) ist in einem weiblichen Exemplar von KOCH (1840) beschrieben worden. Ehe nicht weiteres Material aufgefunden wird, kann diese hauptsächlich in Rußland und Österreich-Ungarn sich vorfindende Art nicht als heimatberechtigt angesprochen werden.

Man muß sich eigentlich wundern, daß die Phyllopoden noch in so vielen Arten und an so zahlreichen Fundplätzen in Deutschland angetroffen werden. Sie haben dies nur einer Reihe von Vorzügen zu verdanken, die hier nochmals kurz aufgezählt werden sollen.

Zum ersten ist es ihre Anspruchslosigkeit an die Örtlichkeit und an die Nahrungsverhältnisse, ihre Anpassungsfähigkeit an das Klima und selbst an Salzwasser der verschiedensten Konzentration. Sodann begünstigt sie ihr ungemein rasches Wachstum, sind doch manche Branchipusarten schon nach einer Woche geschlechtsreif, und selbst *Apus* geht nach 14 Tagen bei einer Länge von 1½ cm zur Eiablage über. Hierzu kommt noch ihre staunenswerte Fruchtbarkeit, die bei manchen Arten durch die parthenogenetische Fortpflanzung, wo aller Nährstoff ungeteilt den in rascher Folge neue Generationen erzeugenden Weibchen zukommt, noch gesteigert wird; ferner die langandauernde Eiproduktion, werden doch von manchen Phyllopoden durch Wochen hindurch täglich 300—400 Eier abgesetzt.

Die Lebenszähigkeit dieser Dauereier grenzt an das Unglaubliche. Eine viel beobachtete Tatsache ist, daß die Phyllopoden an ihren gewöhnlichen Fundorten oft mehrere Jahre hintereinander nicht anzutreffen sind, um plötzlich am gleichen Orte wieder in Menge aufzutreten. Ich besitze Schlamm von deutschen Fundorten, der vor 6 Jahren gesammelt wurde, und jederzeit ist es möglich, durch Wasserzuguß die Nauplien zum Ausschlüpfen zu bringen. In England angestellte Versuche mit Schlamm aus Jerusalem ergaben, daß hier mehrere Arten selbst eine 9jährige Ruheperiode in den Eiern überstehen konnten, und aus kleinen Schlammproben, die von Prof. VOELTZKOW vor 14 und 15 Jahren in Ostafrika gesammelt worden waren, gelang es mir, außer zahlreichen Algen und Protozoen auch Ostracoden und Nauplien von Phyllopoden zu ziehen. Auch das Wechselverhältnis zwischen den nebeneinander vorkommenden Arten verdient hervorgehoben zu werden. Die Branchipodiden ernähren

sich hauptsächlich von einzelligen Wesen oder lassen den mit organischen Stoffen beladenen Schlamm ihren Darm passieren, *Apus* nährt sich von den verschiedenartigsten Pflanzen und Tieren in lebendem wie in vermoderndem Zustande und nicht zum geringsten von den neben ihm vorkommenden Phyllopoden, die lange vor ihm ihre Lebenstätigkeit abschließen und so ermattet oder tot zwischen seine zermalmenden Kiefer geraten. Hierzu gesellt sich noch das Wechselverhältnis der aufeinanderfolgenden Arten, wodurch solche Aufenthaltsorte in der denkbar besten Weise ausgenützt werden.

Hat auch die Gruppe der Phyllopoden zu allen Zweigen unserer Wissenschaft schon manchen Beitrag geliefert, so liegt doch hier noch ein reiches, unbebautes Feld vor uns, welches es wohl verdienen würde, daß sich die Zoologie wieder etwas mehr diesem in den letzten Jahrzehnten etwas stiefmütterlich behandelten Gebiet zuwenden würde.

Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 10. Juni 3—6 Uhr.

Vortrag des Herrn H. SIMROTH (Leipzig):

Über den Einfluß der letzten Sonnenfleckeperiode auf die Tierwelt.

Bei der Bearbeitung der Pendulationstheorie war ich auf die Tatsache gestoßen, daß die Hauptinvasionen des sibirischen Tannenhehers bei uns in Abständen erfolgen, welche der Dauer der Sonnenfleckeperioden entsprechen, d. h. etwa aller 11 Jahre. Ja es zeigte sich, wie ich in der ornithologischen Monatsschrift 1908 ausgeführt habe, daß die Abstände regelmäßiger eingehalten werden, als die der Sonnenfleckemaxima. Diese letzteren schwanken zwischen 6 und 17 Jahren, und die Astronomen haben erst aus einer langen Beobachtungsreihe das Mittel gezogen und sind dadurch auf etwas über 11 Jahre gekommen. Auf der Sonne vollziehen sich also irgendwelche Veränderungen, welche die Wärmestrahlung nach unserer Erde beeinflussen, in einem elfjährigen Zyklus, wobei jedesmal ein Maximum der Sonnenflecken eintritt, das indes als sekundäre Erscheinung keineswegs genau mit dem Maximum der solaren Änderung zusammenzufallen braucht; die wahre Ursache ist uns unbekannt und kommt hier nicht in Frage. Der letzte Einbruch des sibirischen Tannenhehers, den ich in der Pendulationstheorie verzeichnen konnte, erfolgte 1896. Es war also 1907, gerade beim Erscheinen des Buchs ein neuer zu erwarten, und in der Tat wurde er in der ornithologischen und waidmännischen Literatur festgestellt,

so gut für Deutschland wie für die Ostseeprovinzen; ich selbst konnte für Sachsen und Livland durch Vermittlung von Bekannten sichere Belege beibringen¹. Wenn auch die Tatsache, die ja gewissermaßen die Bestätigung einer Prophezeiung bringt, bei ihrer Vereinzelung keineswegs zu Gunsten der Theorie allzu stark in die Wagschale fallen dürfte, so war das scharfe Eintreffen doch für mich ein erfreuliches Zeichen, daß ich mich auf rechtem Wege befinde, und regte zu weiterer Umschau an.

Der Zusammenhang, den ich weiteren Folgerungen zuliebe noch einmal rekapituliere, ist kurz der: Die Tannenheher, *Nucifraga*, haben eine charakteristische Verbreitung. Unter dem Schwingungskreise überschreiten sie südwärts die Alpen nicht, bewohnen sie aber in einer Form, die REICHENOW als *N. caryocatactes forma relicta* unterschieden hat. Sie bevorzugt die obere Waldgrenze, wo ihr die Zirbelnüsse zu Gebote stehen. Von den Alpen reicht das Gebiet im typischen Bogen nach Südosten und Südwesten bis zum Himalaya und zu der spanischen Sierra Nevada; nur genügt unsere Kenntnis dieser Formen nicht für ein Urteil, ob die Ost- und Westflügel, die theoretisch der Urform am nächsten stehen müßten, als konjugiertes Paar, das vom ursprünglichen alpinen Herde verdrängt wäre, zusammengehören. An den Tannenheher der Alpen schließt sich nordwärts unter dem Schwingungskreis unsere einheimische Art an, die bei uns mehr die Gebirge bevorzugt, und in Nordeuropa in die Ebene hinabsteigt. Der sibirische Vogel, der sich im wesentlichen nur durch die Größe des Schnabels unterscheidet, steht ihm ganz nahe. Er ist es, der zur Winterszeit zu uns kommt, am stärksten, wie gesagt, in den Abständen der Sonnenfleckenperioden.

Die Erklärung nach der Pendulationstheorie ist einfach genug. Die Gattung ist entstanden unter dem Schwingungskreis in den Alpen bei polarer Schwingungsphase während der Tertiärzeit. Die ersten Formen sind nach Südosten und Südwesten ausgewichen. Unter dem Schwingungskreis erfolgte bei uns die Umwandlung zum gemeinen Tannenheher. Dieser hat sich während der Eiszeit nicht weiter nach Norden verschieben lassen als bis Nordeuropa, ist vielmehr nach Sibirien ausgewichen und zur dortigen Lokalrasse geworden.

¹ Ich mag nicht verschweigen, daß Herr Dr. REY, gestützt auf einen Gewährsmann, der an einer Lokalität durch einen kürzeren Zeitraum hindurch beobachtet hat, andere Daten vorbringt, wie er auch den Einfluß der Sonnenfleckenperiode überhaupt in Zweifel zieht. Ich aber halte mich an die astronomischen Angaben von ARRHENIUS und an die ornithologischen von HARTERT, der den Tannenheher im neuen Naumann bearbeitet hat, ohne von dem Zusammenhange etwas zu ahnen, — wohl der einzige Weg, der mir offen steht.

Nach der Eiszeit bei äquatorialer Phase wandern die Sibirier wieder zurück, und diese Wanderungen, an und für sich auf die veränderte Sonnenstellung und Wärme gegründet, schwellen regelmäßig an mit der erhöhten Temperatur der Sonnenfleckenperiode. Daß gerade beim Tannenheher das Phänomen so klar hervortritt, hat wohl seinen Grund in den relativ sehr engen Temperaturgrenzen, die dem Vogel eigen sind; wie stenotherm er ist, beweist sein Fehlen auf Grönland so gut wie auf Spitzbergen. Und so folgt er in seiner Verschiebung am genauesten den Pendelbewegungen.

Gewöhnlich wird als Grund der verstärkten Züge in der Literatur das Mißraten der Zirbelnüsse angegeben. Ich kam zum entgegengesetzten Ergebnis, und zwar auf Grund folgender Tatsache. Im letzten Herbst zeigte sich durch ganz Sachsen eine starke Vermehrung der Eichhörnchen, sie kamen aus den Wäldern in die Gärten und richteten Verwüstungen unter dem Kernobst an, da sie das Fruchtfleisch nur abbissen und zu Boden warfen, um zu dem Samen zu gelangen¹. Weitere Umschau ergab, daß im vorhergehenden Jahre 1906 die Fichten außergewöhnlich reichlich Frucht getragen hatten. Und da der Fichtensamen die bevorzugte Nahrung der Eichhörnchen bildet — man kennt ja das Aussehen der von Eichkätzchen verwerteten Zapfen zur Genüge —, so lag die Annahme nahe genug, daß die starke Vermehrung der Hörnchen mit der reichlichen Nahrung in ursächlichem Zusammenhang stehe. Die Annahme wurde bestärkt dadurch, daß in den Ostseeprovinzen genau die gleichen Erscheinungen beobachtet wurden, äußerst reicher Zapfenanhang an den Fichten 1906 und Überfülle von Eichhörnchen 1907. Wiederum war bewiesen, daß es sich nicht um lokal beschränkte Vorkommnisse handelte, sondern um großzügige Erscheinungen.

Ich habe daraus den Schluß gezogen, daß auch die starken Züge des sibirischen Tannenhehers auf einen reichen Samenertrag der Arven zurückzuführen seien, nicht aber auf eine Mißernte. Die Nadelhölzer, welche zur Fruchtreife statt eines Sommers meist mehrere Jahre bedürfen, legen schon dadurch den Gedanken nahe, das ihre Abhängigkeit von der Sonnenwärme größere Perioden umfaßt. Herrn LUDWIG SCHUSTER danke ich genauere Angaben für einige Koniferen.

| | | | | |
|------|-----|-------|-----------------|---------------------------|
| Alle | 2 | Jahre | fruktifizieren: | Kiefer, Lärche, Cypresse, |
| » | 3—4 | » | » | : Fichte, |
| » | 4—6 | » | » | : Tanne, Zirbelkiefer. |

¹ Herr Dr. STECHOW teilte mir in Stuttgart mit, daß der Abschub der Eichhörnchen in der Dresdner Gegend im Jahre 1907 das siebenfache von dem gewöhnlichen betragen habe, ohne daß man sich die Ursache erklären konnte.

Von der Arve würden also vermutlich je 2 ertragreiche Samenjahre in eine Sonnenfleckenperiode fallen; und wenn das erste von beiden einen gewissen Zuwachs an Tannenhehern im Gefolge hätte, so könnte das zweite auf Grund des verstärkten Bestandes den Überschuß zeitigen, der zur Massenauswanderung führt¹.

Ähnlich, wie die Tannenheher, ist wohl das Steppenhuhn zu beurteilen. Daß die Hühner und zumal die Fasane von uns aus nach Ostasien verdrängt sind, geht aus der Palaeontologie hervor, denn ihre fossilen Reste liegen in Europa. So dürfte auch *Syrhaptis paradoxus* als Rückwanderer aufzufassen sein. Über die Periodizität der Einbrüche habe ich indes nichts finden können. Die letzten riesigen Züge kamen 1888, und jetzt, nach 20 Jahren, meldet die Umschau die Anzeichen einer neuen Invasion. Sollte sie in diesem Jahre ihre Vorposten schicken, im nächsten aber verstärkt kommen, so würde sich's noch besser um den Abstand von zwei Sonnenfleckenperioden handeln, als man jetzt schon, ohne die Fehlergrenzen zu überschreiten, herauslesen kann.

Hierher gehört weiter der Ulmenborkenkäfer nach SEVERIN². »Die Ulmen der Brüssler Parkanlagen wurden vor einigen Jahren durch den *Scolytus Geffroyi* (= *Eccoptogaster scolytus* F.) verheert, weshalb G. SEVERIN mit dem Studium dieses Schädlings und seiner Bekämpfungsmittel beauftragt wurde. *E. scolytus* befällt mit Vorliebe kränkliche, mehr als 20 jährige Stämme. . . . Vor mehreren Jahren mußte eine ganze Anzahl älterer Ulmen in den Anlagen gefällt werden. Die ersten Beschädigungen sind aus dem Jahre 1836 bekannt, dann 1848; in Nordfrankreich haben größeren Verheerungen in den Jahren 1859, dann 1885—86, in Brüssel 1896 stattgefunden. Hieraus schließt SEVERIN auf eine 10—12 jährige Periodizität der starken Vermehrung des Schädlings, und vermutet, daß in den betreffenden Jahren abnorme Temperatur- oder Feuchtigkeitsgrade

¹ Herr Dr. REY weist darauf hin, daß eine starke Zunahme der Eichkätzchen recht wohl durch ein einziges Samenjahr der Fichte bewirkt werden könne, da die Zahl der Jungen im Wurf zwischen 2 und 7 schwankt. Bei den Tannenhehern dagegen schwankt das Gelege nur zwischen 3 und 4 Eiern, und eine zweite Brut erscheint fast ausgeschlossen. Meiner Meinung nach genügt indes die Differenz völlig, da zwei aufeinander folgende Samenjahre der Arve in Frage kommen. Das erste würde den Bestand von 1 auf $\frac{4}{3}$ heben, das zweite von $\frac{4}{3}$ auf $\frac{4}{3} \times \frac{4}{3}$, d. h. auf $\frac{16}{9}$, also fast auf das doppelte der anfänglichen Zahl.

² SEVERIN, G., Le scolyte de l'orme dans les plantations de la Ville de Bruxelles. Bull. de la soc. centrale forestière de Belgique 1906, p. 401—404, zitiert nach: Entomologische Blätter. IV. 1908. S. 14. Herrn cand. DORN schulde ich den Hinweis.

die starke Vermehrung der Käfer begünstigt haben dürften.« Die Beziehung zur Sonnenfleckenperiode liegt auf der Hand, ja die Jahre fallen mit dem starken Heherzuge genau zusammen, zum mindesten das letzte, 1896.

Ein anderes Insektenbeispiel liefern die Termiten, allerdings nur nach Zeitungsnachrichten. Danach haben Termiten, die bisher so weit nördlich in Amerika nicht bekannt waren, vor 11 oder 12 Jahren einen bedenklichen Angriff auf das Holzwerk im Nationalmuseum zu Washington unternommen. Inzwischen gelang es, sie durch Bekämpfungsmittel soweit in Schach zu halten, daß die Gefahr abgewendet zu sein schien. Da erfolgte im vorigen Jahre eine so bedenkliche Zunahme auf Billionen, daß das Museum ernstlich bedroht erscheint. Wiederum sind es dieselbe Periode und dieselben Jahre, welche das Anschwellen der Schädlinge brachten. Dabei ist zu bedenken, daß auch Washington zum europäischen Nordquadranten im Sinne der Pendulationstheorie gehört.

Wunderlich klingt eine Zeitungsnachricht aus diesem Frühjahr. In einem See der preußischen Seenplatte wurde ein riesiger Welsfang gemacht, etwa anderthalb hundert Zentner. Es waren gewaltige Fische darunter. Als Beweis, daß derartiges in Preußen nicht ganz vereinzelt dasteht, fügt der Berichterstatter hinzu, daß bereits vor 11 Jahren an derselben Stelle den Fischern eine ähnlich reiche Beute in die Hände fiel. Hier sind wir zunächst ganz außer Stande, den Zusammenhang im Einzelnen zu erfassen. Aber die Periode liegt klar zu Tage und kann kaum auf Zufall beruhen. Das einzige, was wir bestimmt vermuten dürfen, ist, daß auch hier erhöhte Sonnenwärme wirksam war.

Wir wissen ja, daß die Wärme der wichtigste Faktor ist, welcher die Tiere beeinflußt und wandelt. Ich konnte wiederholt darauf hinweisen, daß die warmen Sommer im Anfang unseres Jahrhunderts eine Reihe von Insekten, Vögeln und Sängern verändert hatte. Es tauchten Südformen bei uns auf, unsere Schmetterlinge glichen oder näherten sich ihren italienischen Verwandten und dergl. Die Wärme ist bis jetzt meines Wissens der einzige Faktor, der es erlaubt, eine Art experimentell in die andere überzuführen. Dabei ist es wiederum schwerlich Zufall, wenn der Versuch sich bisher vorwiegend an Formen gehalten hat, die unter dem Schwingungskreis leben. Die Wärme wandelt unsere Falter in Mediterranformen, die Kälte wandelt sie in skandinavische Formen um. Man sollte das Experiment weiter ausdehnen zu neuer Fragestellung und probieren, ob auch ausgewichene Formen, aus Spanien oder Kleinasien etwa, ähnlich auf veränderte Temperatur reagieren. Lassen sie sich auf italienische,

deutsche oder skandinavische Formen zurückführen, so würde zu schließen sein, erstens daß sie beim Ausweichen nach Westen oder Osten sich weiter umwandeln und zweitens, von welchem Punkte des Schwingungskreises sie ausgegangen sind; bleiben sie dagegen unverändert, so wäre anzunehmen, daß sie in ihrer jetzigen Form unter dem Schwingungskreis entstanden und nur durch die polare Phase während des Tertiärs verdrängt wurden. Doch sollen solche programmatische Andeutungen zunächst nicht weiter verfolgt werden. Ich halte mich an die Beobachtungen in der freien Natur. Unter den Winzern der Pfalz ist wohl, um noch ein Beispiel aus der Pflanzenwelt zu nennen, die Meinung verbreitet, daß alle 11 Jahre auf eine gute Weinernte zu rechnen sei. Freilich erhebt sich auch da gleich Widerspruch, und es wäre zu prüfen, ob die Rechnung nicht in der Weise durchzuführen sei, daß nur auf einen 11jährigen Turnus ein besonders guter Jahrgang entfällt, ohne daß der Abstand immer der gleiche zu sein brauchte, ähnlich also wie bei den Sonnenfleckenmaxima. Denn der Wein mit der kurzen Entwicklungszeit zwischen Blüte und Frucht folgt einer kurzen Wärmesteigerung unmittlbarer als die Coniferen. Und unser Jahrhundert hat bereits verschiedene bevorzugte Jahrgänge aufzuweisen.

Bei vielen Tieren sind wir bisher nicht im Stande, — mir wenigstens fehlen die Unterlagen —, rückwärts das periodische Anschwellen in der Entwicklung zu verfolgen; wohl aber fehlt es nicht an auffallenden Beispielen, welche gerade jetzt bei der ausgesprochenen Steigerung der Sonnenwärme auffallende Verschiebungen zeigen. Mir fielen folgende Fülle auf:

GADZCKIEWICZ fand bei Sebastopol eine Doridide, die er als neue Art beschreibt, *STAURODORIS BOBRETZKI*¹. BOBRETZKI hatte 1869 zwei Exemplare eines solchen Hinterkiemers gefunden, ohne sie näher zu kennzeichnen. Seither werden nun diese in den Faunenverzeichnissen geführt, ohne daß sie wieder erbeutet wären. Jetzt zeigt sich die Nacktschnecke in reichlicher Anzahl auf einer Muschelbank, die bei ihrer Nähe an der biologischen Station als gut erforscht galt. Da liegt die Annahme nahe, daß das bisher seltne Tier sich neuerdings weit stärker vermehrt hat.

An unserer schlesischen Südostecke fand VOHLAND² neuerdings eine *Clausilia*, die *Uncinaria turgida* Rossm., die bisher aus Deutsch-

¹ GADZCKIEWICZ, W., Das plötzliche Auftreten einer vergleichsweise großen Zahl von *Dorididae cryptobranchiatae* (*Staurodoris Bobretzki* n. sp.) in den Meeresbuchten bei Sebastopol. Biol. Zentralbl. XXVII. 1907. S. 508—510.

² VOHLAND, A., *Uncinaria turgida* (Zglr.) Rossm. in Deutschland. Nachrbl. d. d. malac. Ges. 1908. S. 32 ff.

land nicht bekannt war, und zwar an einem besonders gut durchsuchten Fleck des Reichensteiner Gebirges, wo u. a. früher die bisher nur fossil aus den Moosbacher Sanden bekannte *Vitriina Kochi Andreae* lebend erbeutet wurde, ein Fall von einem diskontinuierlichen Vorkommen nach den Regeln der Pendulationstheorie. Ich führe die Tatsache an zum Beweise für die gute Durchforschung gerade dieses Winkels. Jetzt sammelte nun VOHLAND daselbst vier Exemplare der erwähnten Clausilie, die als strenger Bewohner der Karpathen bis Rumänien zu gelten hat. Die Vermutung liegt sehr nahe, daß das Tier sich während der letzten Wärmeperiode reichlich vermehrt und dabei sein Gebiet erweitert hat, und zwar in dem typischen Sinne; die Gebietserweiterung bedeutet eine Rückwanderung von Osten gegen den Schwingungskreis. Nebenbei sind solche zeitweiligen Expansionen wertvoll zur Erklärung des oft ganz sporadischen Auftretens vieler Schnecken, z. B. mancherlei Clausilien an den vereinzelt Ruinen des Taunus, dessen alten Schiefnern sie sonst fehlen. Die Erscheinung ist öfters als rätselhaft verzeichnet.

Mehrere Fälle solchen Anschwellens werden von Fischen angegeben. Nach Zeitungsnotizen war der Lachsfang in der Elbe bei Torgau in diesem Frühjahr stärker als je zuvor, wobei natürlich von den Zeiten des einstmaligen Überflusses abzusehen ist. — Die ältesten lebenden Teleostier, die Clupeiden, liefern mir zwei Beispiele. Von Danzig wurde am 18. März a. c. gemeldet: »Ein Schwarm von Millionen von Heringen tauchte dieser Tage vor den Molen des Danziger Hafens auf und staute sich dort gleich einer Mauer. 25 Fischerkutter machten sich sofort an die Arbeit, Netze zu werfen und zu schöpfen. Die Fänge waren so zahlreich, daß die Netze unter der Fischlast rissen. Es ist dieses der erste Fall eines so ungeheueren Vorkommens von Heringen in der Danziger Gegend.« Im adriatischen Meere war der Anchovis-Segen im vorigen Jahre besonders groß. »*Engraulis encrasicolus* Lin. trat im Jahr 1907 in ungewöhnlicher Menge im Golf auf. Nach einer Angabe des Herrn Hofrat ANTON KRISCH wurden gegen 115000 kg. Anchovis mehr als im vergangenen Jahre auf den Markt gebracht¹.« Danzig und Triest gehören aber demselben östlichen Meridian an, Heringe und Lachse sind verwandte und alte Fische, die sich gleichwohl noch in unausgesetzter Umbildung befinden. Das verleiht solchen vereinzelt Notizen erhöhten Wert.

Ist es da Zufall, daß Ende April dieses Jahres von Tunis eine

¹ STIASNY, G., Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes im Jahre 1907. Zool. Anz. XXXII. 1908. S. 748 ff.

besonders starke Heuschreckenplage gemeldet wird, gerade unter dem Schwingungskreis? »Ein Heuschreckenschwarm von bis jetzt noch nicht dagewesenem Umfang kam von dem Süden Kairouans. Der Zug bedeckte 60000 Hektar bei Djeboui. Er verheerte weiter eine Reihe von Ortschaften, die bis zu dreißig Kilometer von Tunis entfernt liegen.« Man kann ruhig dem Berichtersteller einige unvermeidliche Überschätzungen zuschreiben; die auffallende Tatsache bleibt doch. Die Heuschrecken müssen aus dem Jahre 1907 stammen, und da hatten wir bei uns ein überreiches Wespenjahr. Aus der Lößnitz bei Dresden wurde im vorigen Sommer ein so riesiges Wespennest nach dem Leipziger zoologischen Institut gebracht, daß der Direktor Prof. CHUN ihm eine besonders vorteilhafte Aufstellung zukommen ließ. Ich schenkte der Sache wenig Beachtung, bis ich in diesem Frühjahr im ornithologischen Beobachter, der in der Schweiz erscheint, die Tatsache verzeichnet fand, 1907 seien daselbst besonders zahlreiche Wespenbussarde erlegt, im Zusammenhange mit dem Wespenreichtum, und Herr Dr. BRESSLAU teilt mir eben mit, daß im Rheintal zahlreiche Starkästen von Wespen und Hornissen mit Beschlag belegt waren¹.

Doch noch einige Fälle von Weichtieren!

Kürzlich erhielt ich von Herrn Kollegen HENNEBERG in Gießen die Nachricht, daß in dortiger Gegend jetzt auffallend viele weiße *Limax maximus* aufträten; die mir freundlichst übersendeten acht Tiere, die ich vorlege, geben den Beweis. Es dürfte selten möglich gewesen sein, eine solche Zahl im Freien zusammenzubringen. Es sind keine Albinos, wie das Augenpigment beweist; sonst ist die Schnecke außer einem schwefelgelben Anflug gegen den Kiel hin vollständig farblos. Nach meiner Erfahrung können solche blassen *L. maximus* einen doppelten Ursprung haben. Ich fand sie ganz vereinzelt in den feuchtesten und niederschlagsreichsten Teilen Mitteldeutschlands auf dem Erzgebirge bei Bienemühle unter lauter echt schwarzen *cinereoniger*. Hier scheint die Farblosigkeit ein Maximum des Schwarz zu bedeuten, gewissermaßen einen Überschlag (ähnlich wie etwa Drüsen durch übermäßige Beanspruchung und Sekretion erschöpft

¹ Nach dem Vortrag wurde ich privatim darauf aufmerksam gemacht, daß auch die bekannten Schwärme des Distelfalters sich nach den Sonnenfleckenperioden zu richten scheinen, eine Tatsache, die ich nicht weiter geprüft habe. Wohl aber ist es bemerkenswert, daß gerade jetzt, während der Niederschrift, am Johannistage große Libellenzüge (ich bestimmte ein Exemplar als *Libellula quadrimaculata*, die am häufigsten wandert) von Ost nach West über Leipzig und Umgegend zogen. Sie entstammen natürlich nicht den russischen Sümpfen, wie die Zeitungen meinen.

werden und völlig versagen können). Andererseits scheinen aber die blassen Tiere im Gegenteil das Ende einer Reihe darzustellen, die nicht einfarbig schwarz, sondern gefleckt ist und durch allmähliche Abnahme der Fleckung und Zeichnung immer hellere Tiere liefert. Die ganz blassen wurden früher, auf ein vereinzelt Vorkommnis hin, kurz aus derselben oder doch benachbarten süddeutschen Gegend als *L. HARRERI* beschrieben. Die beiden dunkleren Stücke, die mir Herr Professor HENNEBERG mitsandte, scheinen durch ihr geflecktes Kleid zu beweisen, daß die weißen *Giessener* in diese Kette gehören. Nun weiß ich recht wohl, daß gerade die unzähligen Farben- und Zeichnungsabänderungen unserer größten Nacktschnecke nach der kausalen Seite außerordentlich schwierig zu beurteilen sind. Die langwierigen und exakten Versuche KÜNKELS beweisen eine ähnlich scharfe erbliche Übertragung jeder einzelnen Nuance, wie sie LANG für die Bändervarietäten der Schnirkelschnecken gezeigt hat, — freilich in beiden Fällen unter gleichmäßigen experimentellen Bedingungen. Die Untersuchung im Freien, wie ich sie in Deutschland und namentlich in den Südalpen anstrebte, ergibt so viele Übergänge je nach Boden, Höhenlage und Exposition, daß man unmöglich an eine lokale Sonderung schier unzähliger gefestigter Formen glauben mag, sondern sich zur Annahme einer mit den klimatischen Änderungen parallel gehenden Variabilität gedrängt sieht. Zum allermindesten müßte sie früher stattgefunden haben, sofern in der Deszendenztheorie auch nur ein Funke Wahrheit steckt. Auf welchen Standpunkt man sich aber auch stellen mag, das diesjährige übermäßige Anschwellen der weißen Form in einer süddeutschen Gegend unter dem Schwingungskreis, das alle bisherigen Beobachtungen hinter sich läßt, gehört zu den auffallendsten Tatsachen, mag man glauben, daß die blassen Formen durch die jetzige Periode erst hervorgerufen seien, oder daß eine früher erzeugte blasse Form durch die augenblicklichen Bedingungen zu einer bisher ungekannten Vermehrung gebracht wurde.

Hierher gehört die kürzlich erfolgte Einbürgerung eines südwesteuropäischen Basommatophors, der *Physa acuta*, die bisher nur aus den Aquarien der Gewächshäuser bekannt war, in Deutschland¹. Hier haben wir eine von Westen her unter den Schwingungskreis zurückkehrende Form; sie lebt jetzt bei Halle, bei München, in der Mark im Freien; und die verschiedenen Vorkommnisse beweisen,

¹ FRANZ, *Physa acuta* Drap., in Deutschland eingebürgert. Nachrbl. d. d. malac. Ges. XXXVIII. 1906. S. 202. — SIGL, *Physa acuta* Drap. bei München. Ibid. S. 203.

daß die Schnecke im Freien überwintert haben muß und an die jetzt herrschenden Bedingungen akklimatisiert ist. Die weiten Abstände der Fundorte machen es wahrscheinlich, daß sie auch einen etwa eintretenden stärkeren Winter wenigstens an der einen oder anderen Stelle überstehen wird.

Einen ähnlichen Fall, der nur noch viel weiter ausgreift, bildet das neuerliche Auftreten einer Muschel, der *Petricola pholadiformis*, in der Nordsee¹. Sie war bisher von der Südwestküste Nordamerikas bekannt, von Massachussetts bis S. Thomas, mit einigen Unterbrechungen. In der Nordsee ist sie nie gefunden worden, wofür C. BOETTGER mit Recht besonders die conchologische Literatur der Engländer anführt, die sich von jeher der genauen Erforschung ihrer isolierten Küsten angenommen haben. Da taucht sie um das Jahr 1890 im Südosten Englands auf, und seither hat sie sich das Wattenmeer immer weiter erobert. Die lokalen und chronologischen Daten, die BOETTGER auf einer Karte vereinigt hat, bedeuten naturgemäß, den zufälligen Sammelzeiten entsprechend, keine kontinuierliche Reihe, aber es zeigt sich doch deutlich, daß die Ausbreitung in den allerletzten Jahren mit besonderer Schnelligkeit erfolgt ist und 1907 den nördlichsten Punkt und damit die dänische Küste erreicht hat. Über die Herkunft könnte man trotzdem schwanken; denn es wäre nicht ganz unmöglich, daß sich die Muschel seit alter Zeit, aber nur ganz vereinzelt in der Nordsee gehalten hat und nur infolge ihrer Seltenheit den Sammlern entgangen ist. Das ist indes unwahrscheinlich und im Grunde genommen gleichgültig. Man kann ebensogut annehmen, daß es in neuerer Zeit den pelagischen Larven gelungen ist, mit dem Golfstrom bis in die Nordsee zu kommen, oder, wofür indes kaum Anhaltspunkte vorliegen, daß irgend eine zufällige Verschleppung durch Schiffsverkehr stattgefunden hat. Die Hauptsache bleibt unter allen Umständen die, daß das Tier in der Gegenwart seine Ursprungsstätte unter dem Schwingungskreis sich zurückerobert, unter nördlichem Vordringen gegenüber seinem bisherigen Wohnort, wie es eben der Wärmeepoche entspricht. Für solches nördliches Vordringen südlicher Tiere verweise ich auf die Beobachtungen französischer Paläontologen im Pariser Becken, die ich in der Pendulationstheorie besprochen habe; hier blieb während der verschiedenen Stufen des Tertiärs der marine Tierbestand im allgemeinen konstant, nur daß abwechselnd nördliche oder südliche

¹ BÖTTGER, CAESAR, *Petricola pholadiformis* im deutschen Wattenmeer. Zool. Anz. XXXI. 1907. S. 268—270. — Derselbe, *Petricola pholadiformis* Lam. Nachrbl. d. d. mal. Ges. XXXIX. 1907. S. 206—217. — DEBSKY, BR., Über das Vorkommen von *Petricola pholadiformis*. Zool. Anz. XXXII. 1907. S. 1.

Arten dazutraten oder verschwanden, je nach der jeweiligen Abkühlung oder Erwärmung. DEBSKI macht, als Parallele zur *Petricola*, darauf aufmerksam, daß zwei amerikanische Pflanzen plötzlich in Europa auftraten und sich den Erdteil eroberten oder, wie ich sagen würde, zurückerobereten: *Elodea canadensis* und *Puccinia malvacearum*. Es läßt sich noch ein Beispiel aus der Tierwelt anführen, *Acmaea testudinalis*, die um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ebenfalls von Amerika zuerst an der englischen Küste auftauchte und sich dann bei uns einbürgerte, derselbe Zug der Rückwanderung, wie bei *Petricola pholadiformis*. Für die Akmäen zog ich kürzlich (Zool. Zentralbl. 1908, S. 118) den Schluß, daß sie von uns ausgegangen sind, denn sie sind an allen Küsten verbreitet, außer an denen von Afrika, wo sie nur an der Südspitze vorkommen.

Zum Schluß möchte ich die Aufmerksamkeit auf einen Seestern lenken. Zwei Studenten, die Herren RÖBBEKE und SCHIMMER, die in den letzten Jahren die Fahrt auf einem Dampfer der deutschen Nordsee-Fischerei-Gesellschaft nach Island mitmachten, brachten von dort einen lebhaft roten Seestern mit, der von Herrn SCHMIDTLEIN nach SLADENS Abbildungen¹ als ein *Calliaster* bestimmt wurde. Leider konservierten sie nur einige wenige Exemplare, weil das Tier so häufig war, daß es ihnen als zu gemein vorkam. Nach SLADEN (S. 281) ist aber die Gattung der Pentagonasteriden bisher nur in zwei Arten bekannt, *Calliaster Childreni* Gray von Japan zwischen 30 und 40° n. Br., und *C. baccatus* Sladen vom Kap der guten Hoffnung (Simonsbay) zwischen 30 und 40° o. Br.; beide leben in einer Tiefe von höchstens 18 Faden. Die isländische Art (spezifisch noch unbestimmt) kam bei der Grundfischerei aus größerer Tiefe herauf, etwa von 100 m und mehr. Möglich daß dies der Grund ist, warum sich die auffallende Form bisher den Forschern entziehen konnte. Wahrscheinlicher ist es wohl, daß sie, früher selten, in der letzten Sonnenfleckenperiode nach Art der obengenannten Tiere sich reichlich vermehrt hat. Ausgeschlossen ist es hier wohl völlig, daß es sich um eine Neueinwanderung in jüngster Zeit handelt, dazu sind die Entfernungen, an denen die anderen *Calliaster*arten leben, viel zu groß, und man weiß zudem, daß die Asteridenlarven pelagischen Wanderungen wenig zuneigen.

Für mich war der Fund äußerst auffallend; denn ich habe in der Pendulationstheorie die Seesterne wenig berücksichtigt, weil LUDWIG in seiner Bearbeitung in Bronn den Asteriden im allgemeinen zusammenhängende oder weite kosmopolitische Wohngebiete zuweist,

¹ SLADEN, W. PERCY, Report on the *Asteroidea*. 1889. Im Challengerwerk.

von einer Anzahl bipolarer, zugleich arktischer und antarktischer Formen abgesehen. Bei dem *Calliaster* tritt dagegen eine starke Diskontinuität auf; der Theorie nach ging die Schöpfung vom Nordatlantic aus, die Tiere wurden dann verschoben nach Süden und nach Osten, wo sie sich unter völlig gleichen Bedingungen (d. h. Breitengraden und Tiefen) einstellten; es wäre zur Vervollständigung des Schemas nur noch ein kalifornisches Vorkommen zu erwarten. Der Isländer Fund beweist nun, daß die Gattung auch noch am alten Herd vorhanden ist, wo sie jetzt unter der gemeinsamen Einwirkung der äquatorialen Phase und der Wärme der Sonnenfleckenperiode sich wieder den alten Bedingungen nähert und von neuem anschwillt.

Eine derartige diskontinuierliche Verbreitung deutet hohes Alter und konservativen Charakter an. Damit wird man geneigt, morphologische Aufschlüsse zu erwarten. Mir fiel bei der flüchtigen Prüfung, die ich vornahm, wenigstens eins in die Augen, die großen »klappenförmigen« Pedicellarien, wie sie LUDWIG nennt. Sie sind muschelartig, zweiklappig. Bei näherem Zusehen aber fand ich unter ihnen auf dem Rücken auch eine dreiklappige, die ich besonders bezeichnet habe, d. h. den Übergang zur gewöhnlichen Pedicellarienform. Es zeigt sich aber noch mehr, die Pedicellarien stehen auf Platten, die rings mit Paxillen besetzt sind und diese gleichen nach ihrer Größe und Form den gewöhnlichen ebenfalls mit Paxillen besetzten tuberkeltragenden Rückenplatten, zwischen denen sie stehen. Bei näherem Zusehen aber zeigen die derben Tuberkel z. T. an der Spitze einen Riß, als wenn sie sich in zwei oder drei Segmente zerlegen wollten¹. Mit anderen Worten, es scheint, als wenn hier die Pedicellarien aus einem beweglich gewordenen und gespaltenen Tuberkel hervorgingen, womit sie sich den ungeteilten aber beweglichen Sphäridien der Seeigel, die auch nur ein Tuberkel repräsentieren, an die Seite stellen. Damit aber haben wir ein neues morphologisches Prinzip insofern, als LANG in seiner Vergl. Anat. die Entstehung der Pedicellarien von mehreren beweglichen Stacheln herleitet, die zusammen treten sollen, wobei jeder Arm einem Stachel und damit einem Tuberkel entspricht. Es käme darauf an zu prüfen, ob es mehrere von einander unabhängige Pedicellarienbildungen gibt oder nicht, und im letzteren Falle, welche von beiden die herrschende ist. Worauf mir's ankam, war zu zeigen, daß Tiere, deren Verbreitung ihnen nach der Pendulationstheorie eine besondere Stellung zuweist, auch besondere morphologische Probleme enthalten. —

¹ Für weitere Untersuchung habe ich die Herren, welche die nächste Islandfahrt mitmachen wollen, um Besorgung reichlicheren Materials ersucht.

Aus den verschiedenen Tatsachen, die ich aus der wissenschaftlichen wie der Tagesliteratur der letzten Zeit ohne besonderen Zeitaufwand sammeln konnte, scheinen sich für die Pendulationstheorie und die Abhängigkeit der irdischen Lebewelt von der wechselnden Sonnenwärme eine Reihe von Schlüssen und Bestätigungen zu ergeben. Man kann sie etwa folgendermaßen gliedern.

a) Bei der jetzigen äquatorialen Phase, in der sich unser Quadrant befindet, wandern eine Anzahl Organismen sowohl von Osten wie von Westen unter den Schwingungskreis zurück.

b) Sowohl diese Wanderungen, wie eine besonders reiche Vermehrung hängen mit der elfjährigen Sonnenfleckenperiode zusammen.

c) Die Wärmeperiode, in der wir uns befinden, bewirkt starkes Anschwellen, ohne daß die Rechnung bereits rückwärts durchgeführt wäre.

d) Tiere, die diesen Gesetzen folgen, sind auch in ihrer Konstitution labil und daher für die morphologische Forschung besonders wertvoll.

Als Beispiele mögen gelten:

für a: von Osten: der sibirische Tannenheher. Das Steppenhuhn.

Uncinaria turgida.

von Westen: *Physa acuta*. *Petricola pholadiformis*. *Acmaea testudinalis*. *Elodea canadensis*. *Puccinia malvacearum*.

für b: Der sibirische Tannenheher. Der Ulmenborkenkäfer. Die Termiten von Washington. *Silurus glanis*. Der Weinstock.

für c: Unser Eichhörnchen. Die Termiten von Washington. Unsere sich umwandelnden Tagfalter und dergl. *Hauvodoris Bobretzkii*. *Uncinaria turgida*. Die Heuschrecken von Tunis. Die deutschen Wespen. *Libellula quadrimaculata*.

für d: Der weiße *Limax maximus* von Gießen. *Calliaster*.

Die Zahl der Beispiele mag gering erscheinen, gegenüber der Tierwelt, sie erlangt vielleicht höhere Bedeutung, sobald man die Neuheit des Gesichtspunktes in Rechnung zieht. Zweck der Zusammenstellung ist, zu weiterer Prüfung anzuregen und dabei womöglich auch die scheinbar unwichtigen Angaben der Tagespresse in den verdienten Kreis der Beachtung zu ziehen.

Herr FRANZ (Helgoland):

meint die Einwanderung von *Physa acuta* in Deutschland auf künstliche Verschleppung beim Transport von Wasserpflanzen zurückführen zu müssen und daher nicht durch die Pendulationstheorie erklären zu können.

Herr SIMROTH:

weist darauf hin, daß auch die künstlichen Verschleppungen den Gesetzen der Pendulationstheorie folgen; die Einführung der *Physa acuta* wird auf künstlichem Wege geschehen sein, aber ihre Einbürgerung und Akklimatisation im Freien hängt wohl von der letzten Sonnenfleckenperiode ab.

Nachtrag. Während der Drucklegung erschien der Bericht über die Verhandlungen der letzten Naturforscher- und Ärzteversammlung. Darin bespricht W. KREBS (S. 193) »das meteorologische Jahr 1906 bis 1907 Mitteleuropas, mit besonderer Berücksichtigung der Hochwasser- und Sturmkatastrophen«. Er betont die Abhängigkeit von den Sonnenflecken und erwähnt, daß die jetzige Periode erhöhter Tätigkeit noch nicht abgeschlossen sein dürfte. Die Parallele der meteorologischen und der biologischen Erscheinungen erhält damit eine erfreuliche Bestätigung.

Vortrag des Herrn KARL KÜNKEL (Ettlingen):

Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken.

Hochansehnliche Versammlung!

Daß unsere Kenntnisse bezüglich der Biologie der Nacktschnecken noch recht viel zu wünschen übrig lassen, rührt vor allem daher, daß planmäßig durchgeführte Zuchtversuche bisher nicht unternommen worden sind, nicht etwa aus Mangel an Interesse, sondern wegen der damit verbundenen Schwierigkeiten hinsichtlich der Behandlung und Ernährung der Tiere. Vor allem gilt das für *Limax cinereoniger*, *L. variegatus*, *L. arborum* und *L. tenellus*, sowie für die Amalien und die kleineren Arionenarten.

Wohl hat SEIBERT^{1,2} den *Arion empiricorum* und *Limax Bielzii* gezüchtet, aber er führte seine Zuchtversuche nicht durch, d. h. er züchtete den *Arion emp.* nicht aus dem Ei, sondern fing junge Tiere ein und behielt sie bis nach vollendeter Verfärbung, während er *Limax Bielzii* zwar aus dem Ei zog, aber nicht bis zur Geschlechtsreife behielt.

Die Nacktschnecken boten mir also ein ganz ergiebiges Arbeitsfeld, vorausgesetzt, daß mir die Züchtung glückte.

SEIBERT benützte als Zuchtbehälter große Gläser, in die er Sand, Wasser und feuchtes Moos gab. Für Zuchtversuche, die jahrelang

¹ SEIBERT, HERMANN, Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken. Nachrichtenblatt der Deutsch. Malakozool. Gesellschaft. 1872. S. 83—87.

² SEIBERT, HERMANN, Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken. Malakozool. Blätter. Bd. 21. 1873. S. 190—203.

mit Hunderten von Tieren einer Art durchgeführt werden sollen, eignen sich solche Gläser nicht, wohl aber zum Einsetzen der Eier behufs der Embryonalentwicklung. Ich mußte also selbst nach geeigneten Zuchtbehältern und Methoden suchen und hatte deshalb, wie nicht anders zu erwarten war, in der ersten Zeit manchen Mißerfolg. Erst meine Versuche über die Wasseraufnahme bei Nacktschnecken lieferten mir den Schlüssel für eine gedeihliche Schneckenzucht, die ich nun seit 10 Jahren mit dem besten Erfolge im Großen betreibe.

Um brauchbare Resultate zu bekommen, d. h. solche, die auch für die im Freien lebenden Nacktschnecken Giltigkeit haben, mußte ich dem Zuchtbehälter eine dem natürlichen Aufenthaltsort der Schnecken entsprechende Einrichtung geben und sie in einem Raum unterbringen, dessen Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse denen des natürlichen Aufenthaltsortes der Schnecken nahe kamen.

Meine Untersuchungsergebnisse werde ich in einer größeren Arbeit zusammenfassen. Hier möchte ich nur kurz auf einige Fragen eingehen, die sich auf die Vermehrung und die Lebensdauer der Nacktschnecken beziehen, weil über erstere nur Lückenhaftes und über letztere nichts Positives bekannt ist. Vor allem werde ich folgende Fragen zu beantworten suchen:

1. Wann werden die Schnecken fortpflanzungsfähig?
2. Wie viel Eier legt eine Schnecke?
3. Legt sie nur einmal oder mehrmals?
4. Wie alt werden die Schnecken?

Die Antwort fällt für die verschiedenen Gattungen, ja selbst für einzelne Arten derselben Gattung recht verschieden aus. SIMROTH unterscheidet 4 Gattungen: Arionen, Limaces, Agriolimaces und Amalien.

Von den Arionen züchtete ich: *Ar. emp.*, *Ar. subfuscus*, *Ar. hortensis*, *Ar. Bourguignati*, *Ar. minimus* und eine neue Art, die ich im Badischen Schwarzwald entdeckte und die ich Herrn Professor Dr. SIMROTH zu Ehren als *Arion Simrothi* bezeichne.

Ar. emp., *Ar. Simrothi* und *Ar. subfuscus* wurden frühestens im 9. und spätestens im 10. Monat nach dem Verlassen der Eihülle geschlechtsreif, während *Ar. Bourguignati* schon mit 8 und *Ar. hortensis* und *Ar. minimus* schon mit einem Alter von 4—6 Monaten geschlechtsreif werden können, was ich durch allmonatlich vorgenommene Sektionen feststellte. Die Zwitterdrüse war dann sehr groß und die ihr entnommenen Spermatozoen zeigten lebhaftere Bewegung, während die Eiweißdrüse nur in der Anlage vorhanden war.

Die Kopulation wird von ein und demselben Individuum im Verlaufe von 2—3 Monaten mehrmals ausgeführt. Bei Arionen, die

nach der ersten von mir beobachteten Kopula seziert wurden, war die Zwitterdrüse etwas kleiner geworden, die Eiweißdrüse aber noch nicht merklich gewachsen; dagegen hatte sie bei den Tieren, die 4—6 Wochen nach der ersten Kopula zerlegt wurden, ihre Maximalgröße erreicht. Die Eiablage erfolgt nicht unmittelbar nach der ersten Kopulation sondern 1—2 Monate später, also erst dann, wenn die Eiweißdrüse ihren vollen Umfang erreicht hat. Nach vollendeter Eiablage ist die Zwitterdrüse auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ ihres ursprünglichen Volumens zusammengeschrumpft, während sich die Eiweißdrüse nicht merklich verkleinert hat.

Zur Eiablage verkroch sich *Arion emp.* unter das im Zuchtbehälter befindliche Moos und nur ausnahmsweise in die Erde, während *Arion Simrothi* und *Arion subfuscus* ihre Eier nur unter Moos ablegten. *Arion Bourguignati*, *Ar. hortensis* und *Ar. minimus* verkriechen sich zur Eiablage in die Erde und nur ausnahmsweise setzen sie ihre Eier unter das im Stalle befindliche Moos ab.

Während der Eiablage, die — je nach der Anzahl der abzusetzenden Eier — bis zehn Stunden dauert, liegen die Tiere völlig ruhig; die Fühler sind eingezogen und der Kopf ist vom Mantel bedeckt. Nach vollendetem Legegeschäft verläßt die Schnecke ihr Versteck, geht ihrer Nahrung nach und kümmert sich nie wieder um ihre Eier. Alle Arionen setzen mehrmals Eier ab und zwar in Zwischenräumen von 4—18 Tagen. So legte beispielsweise ein *Ar. emp.*

| | | | |
|---------------|------|---|-----------|
| am 11. August | 1904 | = | 155 Eier, |
| » 15. » | 1904 | = | 56 » |
| » 29. » | 1904 | = | 109 » |
| » 7. Septemb. | 1904 | = | 95 » |
| » 20. » | 1904 | = | 53 » |
| » 29. » | 1904 | = | 29 » |
| » 5. Oktober | 1904 | = | 18 » |

zusammen = 515 Eier.

Geschlüpft war das Tier am 7. September 1903. Die Kopula vollzog es erstmals am 26. Juni 1904, also mit einem Alter von 9 Monaten und mit 11 Monaten legte es die ersten Eier ab. Das Tier wurde, als die Kopula vollzogen war, isoliert, hatte also keine Gelgenheit zu einer zweiten Kopulation, und dennoch lieferte fast jedes Ei eine junge Schnecke. Es ist dies ein Beweis dafür, daß eine wiederholte Kopulation nicht absolut nötig ist.

Ein *Arion subfuscus* legte

| | | |
|-------------|------|------------|
| am 29. Juni | 1904 | = 52 Eier, |
| » 23. Juli | 1904 | = 46 » |
| » 3. August | 1904 | = 43 » |
| » 11. » | 1904 | = 31 » |
| » 17. » | 1904 | = 12 » |
| » 25. » | 1904 | = 36 » |
| » 2. Sept. | 1904 | = 35 » |
| » 10. » | 1904 | = 27 » |
| » 18. » | 1904 | = 9 » |

zusammen 291 Eier.

Der *Ar. subfuscus* hatte also 9 mal Eier abgesetzt und zwar in Zwischenräumen von 24, 11, 8, 6 und 8 Tagen. Die Anzahl der Gelege war nicht bei allen Arionen dieselbe; sie schwankte zwischen 3 und 12 und die Gesamtzahl der einzelnen Tiere zwischen 150 und 515.

Auf das Nähere kann ich hier nicht eingehen. Nur das will ich noch erwähnen, daß die Eier sämtlicher Arionen Kalkeinlagerungen in der Eihülle hatten und daß sie auch bei den Eiern solcher Tiere nicht fehlten, die völlig ohne Kalk und Erde aufgezogen wurden, also den Kalk nur der Nahrung und dem aufgenommenen Wasser entnehmen konnten. Herr Geheimer Hofrat Dr. OTTO LEHMANN, Professor der Physik an der Technischen Hochschule zu Karlsruhe, der bekannte Entdecker der »flüssigen« und »scheinbar lebenden« Kristalle, hatte die Güte, meine Eipräparate einer Durchsicht zu unterziehen. Er konstatierte, daß sämtliche Kalkeinlagerungen dem hexagonalen System angehören, also Kalkspate sind.

Nach der Art dieser Einlagerungen kann man die Arionen in 2 Gruppen bringen:

1. in solche, bei denen der eingelagerte Kalk aus kleinen, sehr dicht liegenden Körnchen besteht, die dem Ei eine weiße Farbe verleihen, und
2. in solche, deren Eier sehr schön ausgebildete, mehr oder weniger durchsichtige Kalkspatrhomoeder enthalten, die einzeln oder in Gruppen liegen, und kleine kalkfreie Stellen zwischen sich lassen, weshalb die Eier weißlich bis wasserhell aussehen. Zur ersten Gruppe gehören *Ar. emp.*, *Ar. Simrothi* und *Ar. subfuscus* und zur zweiten *Ar. hortensis*, *Ar. Bourguignati* und *Ar. minimus*.

Die Embryonalentwicklung der Arionen ist von der

Temperatur abhängig. Am schnellsten verläuft sie bei 18—25° C, wo sie für Eier desselben Geleges bei *Ar. emp.*, *Ar. Simrothi* und *Ar. subfuscus* 27—30 Tage und bei *Ar. Bourguignati*, *Ar. hortensis* und *Ar. minimus* 18—20 Tage beträgt.

Höhere und niedrigere Temperaturen verzögerten die Embryonalentwicklung.

Was mir bei allen Arionen mit Ausnahme des *Ar. emp.*, und bei sämtlichen Limaces und Amalien auffiel, ist das, daß sie nach der ersten Eiablage noch bedeutend wachsen und zum Teil ihre Farben verändern. So wog ein *Ar. subfuscus* vor der ersten Eiablage 1,38 g, nach der sechsten 2,08 g und nach der zwölften 3,16 g. Die Eier, die er im Verlaufe von 3 Monaten absetzte, wogen zusammen 3,85 g. Trotz der starken Vermehrung erfuhr das Tier einen Gewichtszuwachs, und nach vollendetem Legegeschäft wog es mehr als doppelt so viel als zu Beginn desselben. Ebenso war es auch mit der Körpergröße des betreffenden *Arion*. Wir haben also hier ähnliche Wachstumsverhältnisse, wie sie für *Limnaea stagnalis* nachgewiesen wurden¹.

Arion Simrothi, *Ar. subfuscus* und *Ar. Bourguignati* wurden nach der ersten Eiablage dunkler, während sich bei *Ar. hortensis* und *Ar. minimus* der gelbrote Farbstoff vermehrte.

Und nun komme ich zu der Frage: »Wie alt werden die Arionen?« Darüber weiß man, wie ich schon einleitend bemerkte, nichts Positives. Herr Professor Dr. SIMROTH², der die Nacktschnecken im Freien beobachtete, hält manche für einjährig, andere für mehrjährig, und Herr Professor Dr. KORSCHOLT³ sprach sich in einem Vortrage, den er vor 2 Jahren in Marburg hielt, über die Lebensdauer der Mollusken, wenn auch nicht speziell über die der Nacktschnecken, folgendermaßen aus: »Es gibt Mollusken, die 12—30 Jahre und noch älter werden, während die meisten von ihnen anscheinend nur noch 1—2jährig sind oder doch nur ganz wenige Jahre leben.«

Meine Versuche, die ich mit Hunderten von Arionen der einzelnen Arten mehrere Jahre hindurch fortsetzte, und von denen ich jetzt die 6. Generation züchte, hatten folgendes Ergebnis:

¹ KÜNDEL, KARL, Vermehrung und Lebensdauer der *Limnaea stagnalis* Lin. Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozool. Gesellsch. Heft 2. 1908. S. 70—77.

² SIMROTH, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885. Bd. 42. S. 203—366.

³ KORSCHOLT, E., Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit anderen wirbellosen Tieren. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1906. S. 113—127.

Im großen und ganzen sind alle Arionen einjährig, und nur unter besonderen Bedingungen werden sie 14—16 Monate alt; stets tritt der Tod 2—8 Tage nach der letzten Eiablage ein. Arionen, die infolge sehr günstiger Lebensbedingungen schon mit 4—6 Monaten geschlechtsreif werden, sterben vor vollendetem ersten Lebensjahre.

Von der Gattung *Limax* züchtete ich: *L. cinereoniger*, *L. cinereus*, *L. variegatus*, *L. arborum* und *L. tenellus*.

Vom *Cinereoniger* gibt LEHMANN¹ an, daß er sich zur Eiablage in die Erde eingrabe und im Sommer und Herbst 40—60 Eier ablege. Herrn Professor MEISENHEIMER² fiel es auf, daß bei uns *Limax maximus* schon Mitte August zur Eiablage schreitet, in Cambridge dagegen — nach A. P. HENCHMANS Angaben — erst Mitte September. Von Schnecken, die MEISENHEIMER in erwachsenem Zustande einbrachte, erhielt er in vielen Fällen 200—300 Eier auf einmal, während HENCHMAN durchschnittlich 40—50 Eier für ein Gelege angibt.

Ich selbst züchte den *Limax cinereoniger* seit 8 Jahren. Unter natürlichen Bedingungen gehalten, wird er mit 1½ Jahren oder doch gegen Ende des zweiten Lebensjahres geschlechtsreif, legt dann im zweiten Lebensjahre in der Regel 3 mal und im dritten Lebensjahre 4 mal Eier ab und stirbt wenige Tage nach der letzten Eiablage. Sein Lebensalter schwankt zwischen 2½ und 3 Jahren.

Ganz dasselbe gilt von *Limax cinereus*, *L. variegatus* und *L. arborum*; nur *L. tenellus* macht eine Ausnahme.

Da die Eier zu verschiedenen Zeiten abgelegt werden und die Jungen zu verschiedenen Zeiten schlüpfen, muß auch die Fortpflanzungsfähigkeit zu verschiedenen Zeiten eintreten.

Die *L. cinereoniger* schreiten in der Regel in den Monaten August, September und Oktober zur Eiablage und verkriechen sich dann bei Eintritt der kühleren Witterung in die Erde, wo sie der Ruhe pflegen und von wo sie erst bei Eintritt der wärmeren Jahreszeit wieder an die Oberfläche kommen, dann aber zum Teil schon Ende Juni mit der Eiablage beginnen.

Ganz anders verhalten sich die jüngeren *Cinereoniger*. Sie verkriechen sich viel später und kommen bei gelindem Wetter auch

¹ LEHMANN, R., Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern. 1873. S. 31 u. 32.

² MEISENHEIMER, JOH., Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. I. Teil. Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1897. S. 416.

während des Winters an die Oberfläche um Wasser und Futter aufzunehmen.

Die Gesamteizahl eines *L. cinereoniger* schwankte zwischen 400 und 834 und die Eizahl der einzelnen Gelege zwischen 13 und 250. Ein Beispiel sei hier angeführt.

| Gelege | Datum | Eizahl | Zwischen zwei Eiablagen verfloßen: |
|--------|--------------|--------|------------------------------------|
| 1 | 28. Aug. 06 | 213 | — |
| 2 | 16. Sept. 06 | 40 | 19 Tage |
| 3 | 11. Okt. 06 | 67 | 25 » |
| 4 | 27. Juli 07 | 250 | 9 Monate 16 Tage |
| 5 | 9. Aug. 07 | 49 | 13 Tage |
| 6 | 3. Sept. 07 | 139 | 25 » |
| 7 | 1. Okt. 07 | 62 | 28 » |

Summe 830 Eier.

3. Okt. 07. Das Tier stirbt.

Geschlüpft war der in Rede stehende *L. cinereoniger* am 22. Oktober 1904; die erste Eiablage erfolgte am 28. August 1906, also mit einem Alter von 1 Jahr 10 Monaten und am 3. Oktober 1907 trat der Tod ein. Das Tier erreichte also ein Alter von rund 3 Jahren. Dieses Beispiel gibt zugleich auch eine Erklärung für die verschiedenen Befunde der Herren MEISENHEIMER und HENCHMAN.

Zur Eiablage gruben sich meine *Cinereoniger* nicht in die Erde ein, sondern verkrochen sich unter das Moos ihrer Behälter und blieben während der Eiablage ruhig und mit einzogenen Fühlern liegen. Störte ich sie, so krochen sie davon und legten während des Fortkriechens Eier ab und zwar in Zwischenräumen von 1—2 Minuten je ein Ei. Brachte ich sie wieder in ihre Behälter zurück und bedeckte sie mit Moos, so blieben sie wieder bis nach vollendetem Legeggeschäft ruhig liegen.

Die Embryonalentwicklung ist von der Temperatur abhängig und verläuft im günstigsten Fall in 20 Tagen.

Für *L. cinereus* gilt dasselbe wie für *L. cinereoniger*, und dennoch halte ich sie — die man als *Limax maximus* bezeichnet — nicht für eine Art:

1. Weil der *Cinereoniger* zur Verfärbung ein Jahr braucht, während der *Cinereus* schon nach 2—3 Monaten ausgefärbt ist und
2. weil von gleichalterigen, geschlechtsreifen Tieren, die ich behufs Kreuzung zusammensperrete, der *Cinereoniger* regelmäßig vom *Cinereus* aufgefressen wurde, während er seine Kameraden nicht angriff.

Limax tenellus weicht insofern von den übrigen Limaces ab, als er schon mit 8—9 Monaten fortpflanzungsfähig wird, dann 4—6 mal je 12—31 Eier absetzt und nach vollendetem ersten Lebensjahre stirbt. Die Embryonalentwicklung fällt in die kältere Jahreszeit und kann 45 bis 120 Tage dauern.

Von der Gattung *Agriolimax* züchtete ich *Agriolimax agrestis*. Er wird mit 5—6 Monaten fortpflanzungsfähig, legt dann mehrmals je 12—50 Eier ab, stirbt in der Regel mit einem Alter von 9—10 Monaten und wird höchstens ein Jahr alt.

Von der Gattung *Amalia* züchte ich seit 5 Jahren *Amalia marginata*. Die Stammeltern erhielt ich von SIMROTH. Auf die Erfolge dieser Zucht war ich ganz besonders gespannt, da die Amalien Fleischfresser sein sollen.

Durch eine Reihe von Experimenten stellte ich fest, daß *Amalia marginata* niemals lebende Schnecken angreift und tote nur dann aufzehrt, wenn ihr keine Kräuter zur Verfügung stehen.

Amalia marginata wird 8—10 Monate nach dem Verlassen der Eihülle fortpflanzungsfähig und erreicht ein Alter von 2½ bis 3 Jahren.

Zur Eiablage, die in jedem Lebensjahre mehrmals stattfindet, und in die Monate November bis Mai und Juni fällt, verkriechen sich die Tiere in die Erde. Niemals legten sie ihre Eier unter das im Zuchtbehälter befindliche Moos ab.

Die Eizahl der einzelnen Gelege schwankte zwischen 8 und 27 und in die Eihaut war, wie schon SIMROTH festgestellt hat, kohlen-saurer Kalk eingelagert.

Die Embryonalentwicklung kann — je nach der Temperatur — 37 bis 131 Tage dauern.

Meine Zuchtversuche ergaben also:

1. Alle Nacktschnecken legen mehrmals Eier ab.
2. Die Eier der Arionen und der *Amalia marginata* enthalten Kalk-einlagerungen.
3. Die Embryonalentwicklung ist von der Temperatur abhängig und kann über 100 Tage dauern.
4. Die Lebensdauer der Nacktschnecken ist verschieden:
 - Einjährig sind: Alle Arionen, *Limax tenellus* und *Agriolimax agrestis*.
 - Zweieinhalb bis dreijährig sind: Alle Limaces (mit Ausnahme des *L. tenellus*) und *Amalia marginata*.
5. Die meisten Nacktschnecken werden fortpflanzungsfähig, ehe sie ihr Wachstum vollendet haben.

Auffallend ist, daß *Amalia marginata* schon mit 8—10 Monaten fortpflanzungsfähig wird und dennoch ein Alter von 2½ bis 3 Jahren erreicht, während alle andern Nacktschnecken, die in demselben Alter wie *Amalia* fortpflanzungsfähig werden, nur einjährig sind.

Vortrag des Herrn EUGEN LINK (Tübingen):

Über die Stirnagen der Orthopteren.

(Mit 2 Figuren im Text.)

M. H. Die Stirnagen der Orthopteren in engerem Sinn sind bisher noch ungenügend bekannt und zwar nicht nur hinsichtlich ihres feineren Baues, sondern auch mit Rücksicht auf ihr Vorkommen. Dies hat wohl seinen Grund vor allem darin, daß diesen Organen in der Regel die schon äußerlich auf ein Sehorgan hindeutende Linse fehlt, ebenso wie eine in die Augen fallende Pigmentierung. Dadurch wurde CARRIÈRE¹, der die Ocelle von *Periplaneta* und einigen Acridiern untersucht hat, zu der Annahme veranlaßt, daß diese als rückgebildete Organe zu betrachten sind, eine Ansicht, die noch in 2 Arbeiten aus neuerer Zeit², die sich ebenfalls mit den Ocellen von *Periplaneta* beschäftigen, aufrecht erhalten wird.

Demgegenüber hat sich bei meinen Untersuchungen herausgestellt, daß die Stirnagen der Orthopteren, die nur den Forficuliden und manchen Phasmiden fehlen, in keinem wesentlichen Punkt von denen der übrigen Insekten sich unterscheiden, wenn sich auch ganz interessante Abweichungen von dem gewöhnlichen Verhalten ergeben.

Die wesentlichen Bestandteile des Ocellus etwa einer Biene oder Fliege sind: die den Ocellus bedeckende, durchsichtige Cuticula, die stets eine, mitunter sehr beträchtliche linsenförmige Verdickung aufweist, und die sie abscheidende oder corneogene Schicht, die einen Teil der allgemeinen Hypodermis vorstellt, ferner die Retina, die sich aus zahlreichen, regelmäßig nebeneinandergereihten Sehzellen zusammensetzt. Diese sind bei den Hymenopteren stets in Gruppen vereint, um ein lichtempfindliches Element, ein sog. Rhabdom oder Stäbchen zu bilden, dessen einzelne Bestandteile, die Rhabdomeren, sich aus einfachen Stiftchensäumen zusammensetzen. Ein weiterer wichtiger Bestandteil der Retina ist das in die Sehzellen eingelagerte Pigment,

¹ CARRIÈRE, J., Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane: Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz. Vol. 9. 1886.

² v. REITZENSTEIN, W., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*. Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 21. 1904. — HALLER, B., Über die Ocellen von *Periplaneta*. Zool. Anz. Vol. 31. Nr. 8. 1907.

das der Isolierung der einzelnen Elemente dient. Da die cornea-gene Schicht, die meist nur eine geringe Mächtigkeit aufweist, sich in der Regel gegen die Retina scharf abhebt, hat man diese Augen als zweischichtige bezeichnet.

Von diesem Typus der Stirnagen, wie man ihn bei Hymenopteren, Dipteren, Perliden und Wanzen findet, unterscheiden sich die Ocelle der Orthopteren

1. durch das Vorhandensein einer gar nicht oder nur wenig verdickten Cornea. Ausnahmsweise kommen jedoch auch Linsen vor.
2. durch die besondere Anordnung der Sehzellen und
3. durch die Art und Weise der optischen Isolierung.

Nach dem Bau der Ocelle kann man bei den Orthopteren zwei Gruppen unterscheiden; auf der einen Seite stehen die Blattiden, Locustiden und Grylliden, auf der anderen die Acridier, während die Mantiden eine vermittelnde Stellung einnehmen. Da die erste Gruppe die ursprünglicheren Verhältnisse aufweist, so soll sie zuerst betrachtet werden.

Auf einer frontal geführten Schnittserie durch den Kopf von *Periplaneta* erhält man wenig oberhalb der Antennenwurzeln Durchschnitte durch die beiden Stirnocelle, die als die sog. »Fenster« schon seit langem bekannten, weißlichen Flecke.

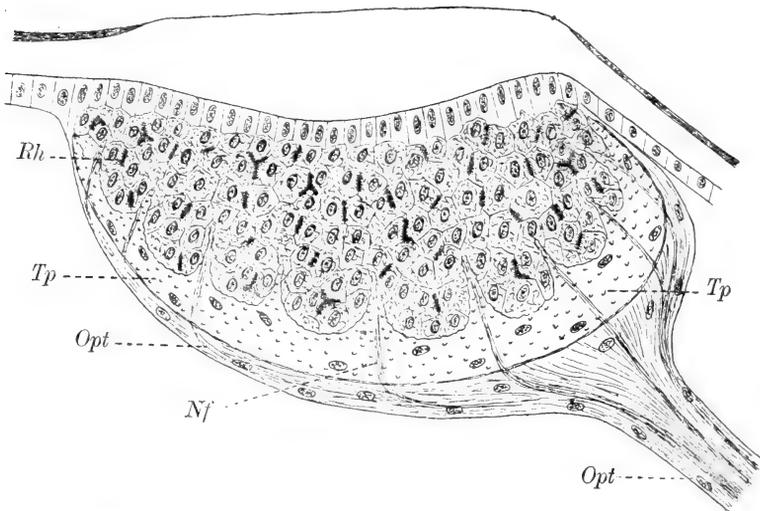


Fig. 1. *Periplaneta orientalis* L. Lateralocellus. Frontalschnitt. *Rh* Rhabdome. *Tp* Tapetum. *Nf* Nervenfaserbündel, die von den Sehzellen durch das Tapetum hindurchtreten. *Opt* Sehnerv mit schalenförmiger Ausbreitung am Grunde des Ocellus.

Über dem Ocellus ist die Cornea nach innen zu nur wenig verdickt. Sie wird von der ihr dicht anliegenden corneagenen Schicht, die zu beiden Seiten in die allgemeine Hypodermis übergeht, gebildet. Unter dieser liegt eine mächtige Anhäufung von Sehzellen, die man wegen der unregelmäßigen Anordnung der einzelnen Elemente besser nicht als »Retina« bezeichnet. Die Sehzellen sind zu Gruppen vereinigt und mit typischen Rhabdomen ausgestattet. Das Vorhandensein von Rhabdomen, die sowohl denen in den Stirn- als auch denen in den facettierten Augen gleichzusetzen sind, widerlegt die Ansicht, daß die Orthopterenocelle rückgebildete Organe sind, da sich diese hauptsächlich auf das Fehlen der recipierenden Elemente stützt.

Sehr auffallend ist, daß die Rhabdome nicht nach dem einfallenden Licht gerichtet sind, wie bei den bisher bekannten Stirn- und Facettenaugen der Insekten, sondern vollkommen richtungslos durcheinanderliegen. Die Sehzellen finden sich auch nicht etwa nur in einer Lage, sondern sie sind unregelmäßig geschichtet, so daß im allgemeinen 5—8 Sehzellen übereinander zu liegen kommen. Diese sind nicht, wie sonst bei regelmäßiger Anordnung, länglich-prismatisch, sondern sie haben eine unregelmäßige, rundliche Form. Daß bei einer derartigen Anordnung der recipierenden Elemente und dem Mangel eines lichtbrechenden Körpers eine Bildwahrnehmung unmöglich ist, scheint mir zweifellos.

Auf die Sehzellen folgt proximal das Tapetum. Es besteht aus zahlreichen, großen Zellen, die mit einer feinkörnigen Substanz dicht angefüllt sind. Diese erscheint in durchfallendem Licht graugrün, während sich bei auffallendem Licht ein helles Leuchten bemerkbar macht. Diesen Glanz bei auffallendem Licht kann man nur an frisch zerzupften oder nicht gefärbten Präparaten erkennen, da die feinen Körnchen, auf deren optischem Verhalten der Glanz beruht, durch die Behandlung bei der Färbung aufgelöst werden. Das Tapetum paßt sich dem Sehzellhaufen in seiner Form unmittelbar an und reicht seitlich fast bis an die Hypodermis. Bei dem gänzlichen Mangel von Pigment übernimmt es allein die Isolierung des Ocellus nach innen zu. Der Sehnerv entspringt am inneren Rand des Ocellus und geht in geradem Verlauf zum Gehirn. Am Grund des Ocellus weist er eine schalenförmige Verbreiterung auf, in die die Nervenfaserbündel, die von den Sehzellen kommen, nach dem Durchtritt durch das Tapetum einmünden.

Mit dem eben geschilderten Bau stimmen die Ocelle der Locustiden, die bei allen von mir untersuchten Arten in der Dreizahl vorkommen, fast vollkommen überein. Der recipierende Abschnitt ist bei den ein-

zelenen Arten entweder breit und flach wie bei *Locusta*, oder schmal und hoch wie bei *Decticus*, so daß 15—30 Sehzellen übereinanderliegen. Auf einem Querschnitt durch den mittleren Ocellus von *Locusta viridissima*, der dicht unter den Cornaegenzellen geführt ist, kann man gegen 500 Rhabdome zählen. Unter der Voraussetzung, daß der vierte Teil sämtlicher Rhabdome getroffen ist und daß vier Zellen an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt sind, würde sich die Zahl der Sehzellen auf 8000 belaufen, eine überraschend große Zahl, die jedoch eher zu niedrig als zu hoch gegriffen ist.

Bei den Grylliden findet man dieselben Verhältnisse. Doch treten hier in der Regel beim mittleren Ocellus stärkere Corneaverdickungen auf, die als Linse wirken.

Die Ocelle der Mantiden sind mit mächtigen, regelmäßig bikonvexen Linsen ausgestattet. Die Sehzellen sind sehr zahlreich und liegen in mehreren Lagen. Die Rhabdome sind, im Unterschied von den bisher erwähnten Arten, nahezu nach dem einfallenden Licht gerichtet. Bei den beiden, von mir untersuchten Formen *Mantis* und *Ameles* zeigt sich ein beträchtlicher Unterschied in der Größe der Ocelle bei den männlichen und weiblichen Tieren, der mit der verschiedenen Lebensweise der beiden Geschlechter und damit auch mit dem Gebrauch der Ocelle im Zusammenhang stehen dürfte.

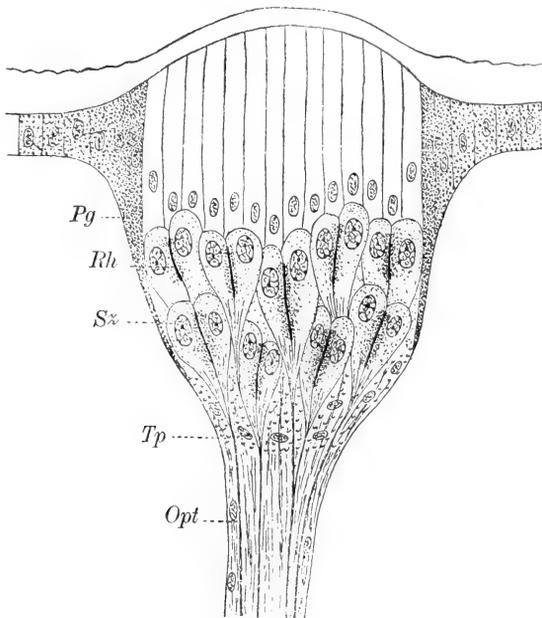


Fig. 2. *Psophus stridulus* L. Medianocellus. Sagittalschnitt. *Pg* Irisartige Pigmentierung in den verlängerten Hypodermiszellen. *Rh* Rhabdome. *Sx* Sehzellen. *Tp* Tapetum mit querer Anordnung der Kerne. *Opt* Sehnerv.

Von den bisher geschilderten Ocellen weichen die der Acridier nicht unbeträchtlich ab. Sie sind unter den Orthopterenocellen die am höchsten differenzierten. Die Cornea überzieht den Ocellus in ihrer gewöhnlichen Dicke mit einer Krümmung nach außen. Darunter liegt die glasartig durchsichtige, corneogene Schicht, die eine ganz ansehnliche Höhe erreicht. Die mächtige Ausdehnung dieser Schicht ist insofern von Bedeutung, als stark seitlich einfallende Lichtstrahlen die Sehzellen nicht mehr erreichen, sondern von dem randlichen Pigment unwirksam gemacht werden. Die Cornea stellt zusammen mit der corneagenen Schicht eine auf der Innenseite allerdings unregelmäßig begrenzte, plankonvexe Linse vor, wie man sie auch bei manchen Ephemeriden als bleibende Einrichtung oder bei vielen holometabolen Insekten (Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren, Neuropteren) während der Entwicklung der Ocelle findet.

Der recipierende Abschnitt besteht nur aus einer geringen Anzahl von Sehzellen, die in wenigen undeutlichen Lagen liegen, ein Zustand, der an die vielschichtige Anordnung der Sehzellen bei den übrigen Orthopterenocellen erinnert. Die Rhabdome sind, wie es bei den Mantiden schon angedeutet ist, fast genau nach dem einfallenden Licht gerichtet. Da bei einer solchen Anordnung der Sehzellen und der recipierenden Elemente die Möglichkeit einer Bildwahrnehmung nicht ausgeschlossen erscheint, könnte man hier die Bezeichnung »Retina« wohl anwenden.

Deutlich tritt auch bei diesen Formen die Korrelation zwischen Pigment und Tapetum zu Tage. Die Hypodermiszellen sind mit Pigment angefüllt und so verlängert, bis sie das Tapetum, das bei den Acridiern nur noch von untergeordneter Bedeutung ist, erreichen. Diese Korrelation fällt bei den Mantiden (Ameles) besonders in die Augen. Das Tapetum hat eine tiefe Becherform und reicht zu beiden Seiten so weit nach oben, bis es an die verlängerten, pigmentierten Hypodermiszellen angrenzt. Hier kann über die gleiche Funktion beider kein Zweifel bestehen. Damit soll allerdings keineswegs gesagt sein, daß der Reflexwirkung des Tapetum keine Bedeutung mehr zukommt.

Was die Entwicklung dieser Organe anlangt, so beruht die Mehrschichtigkeit der Orthopterenocelle nicht, wie schon angegeben wurde, auf einer Invagination der Hypodermis, sondern auf einer Auswanderung von Zellen aus derselben. Bei der Untersuchung der Entwicklung der Orthopterenocelle, ebenso wie bei der der Wanzen und Zikaden, die wegen der Übersichtlichkeit des fertigen Ocellus sehr günstige Untersuchungsobjekte darbieten, läßt sich mit Sicherheit der Nachweis erbringen, daß die Sehzellen durch Auswanderung aus

der Hypodermis entstehen. Auf dieselbe Weise kommen die Sehzellen bei den Neuropteren und Lepidopteren zustande, wenn auch hier einige Komplikationen, die jedoch für die Bildung der Retina ohne Belang sind, hinzukommen.

Interessant ist ferner, wie die Ocelle einiger Libellenarten in ihrer Entwicklung eine Stufe mit ungeordneten Sehzellen durchlaufen. Ein Sagittalschnitt durch den mittleren Ocellus einer Calopteryx-Larve zeigt unter den Corneazellen die Sehzellen mit kurzen, derben Rhabdomen, wie sie in mehreren Lagen ungeordnet durcheinanderliegen. Bei der *Imago* dagegen sind die Sehzellen regelmäßig nebeneinander angeordnet und zwar in zwei Schichten. Dieser Entwicklungsgang verdient auch deshalb Interesse, weil er darthut, daß Epithelzellen, die ihre epitheliale Anordnung vollkommen verloren hatten, dieselbe sekundär wieder erlangen können.

Dem Gesagten zufolge wird man ohne Vorbehalt zugestehen dürfen, daß die Orthopterenocelle von den Stirnagen der übrigen Insekten nicht grundsätzlich verschieden sind, daß sie vielmehr als durchaus homologe Bildungen anzusehen sind. Wenn auch den letzteren ein Bildsehen zukommen mag, so werden die ersteren doch wohl nur für ein Richtungssehen geeignet sein, was insbesondere bei den Acridiern einleuchtet. Die Deutung der Funktion der Orthopterenocelle, insbesondere bei den primitiven Formen ist sehr erschwert durch die unregelmäßige Anordnung der rezipierenden Elemente und die auffallende Isolierung durch ein Tapetum.

Zum Schluß möchte ich noch einige Beobachtungen erwähnen, die für die Deutung des Verhältnisses der Stirnagen zu den Facettenaugen von Wichtigkeit sind. Bei *Osmylus*, einem Vertreter der Neuropteren, fand ich die merkwürdige Tatsache, daß die Cornea über den Stirnagen facettiert ist. Die Zahl der Facetten stimmt jedoch mit der der Rhabdome nicht überein.

Nach der RAY LANKESTERSchen Theorie sind die Stirnagen den Facettenaugen in ihrer Gesamtheit homolog; dagegen vergleicht die GRENACHERSche Ansicht, der sich auch HESSE¹ angeschlossen hat, die Stirnagen mit den einzelnen Facettengliedern. Im Sinne der ersteren Theorie könnte man der facettierten Cornea bei *Osmylus* vielleicht eine größere Bedeutung beimessen, als ihr bei dem immerhin vereinzelt Vorkommen meiner Ansicht nach zukommt. Ein weiterer Einwand gegen diese Theorie bestand darin, daß man in den Stirnagen nirgends echte Pigmentzellen zur Isolierung der

¹ HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren: Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 70. 1901.

Sehzellen vorfand, wie sie ganz allgemein bei den Facettenaugen vorkommen. Bei den Zikaden konnte ich jedoch echte Pigmentzellen in der Retina der Stirnagen feststellen, so daß dieser Einwand seine Berechtigung verliert. Ebenso ist der Einwurf, daß in den Stirnagen nie mehr als vier Sehzellen ein Rhabdom bilden, während in den Facettenaugen die Sieben- oder Achtzahl die Regel ist, hinfällig; denn bei *Psophus* sind bis zu sechs und in seltenen Fällen bis zu acht Sehzellen an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt.

Wenn durch diese Tatsachen für die RAY LANKESTERSche Theorie einige Schwierigkeiten aus dem Wege geräumt sind, so sind damit keineswegs die Stützen für die GRENACHERSche Theorie erschüttert; vielmehr ist nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnis eine Entscheidung nach der einen oder anderen Seite nicht möglich. Ja, man könnte vielleicht die Frage aufwerfen, ob überhaupt ein Vergleich der Stirn- und Facettenaugen in der Weise berechtigt ist, daß man die eine Ausbildungsart von der andern abzuleiten versucht. Die vielfachen Beziehungen, die tatsächlich zwischen den beiden Augenformen sich finden, sind nach meiner Meinung entweder phylogenetisch, d. h. durch die Ableitung aus einer Urform zu erklären oder aber als Konvergenzbildungen. Für die letztere Ansicht scheint mir das Vorkommen von echten Pigmentzellen bei den Zikaden zu sprechen. Dies ist sicher kein Erbstück aus jener Zeit, als Stirn- und Facettenaugen noch dasselbe waren, sondern eine Neuerwerbung dieser Gruppe. Diese Tatsache, wie auch die facettierte Cornea bei *Osmylus*, bekunden nur, daß das, was bei der einen Form ganz allgemein ausgebildet ist, bei der andern wenigstens möglich ist. Durch diese Überlegungen könnte man zu der Ansicht geführt werden, ob es nicht das Richtige ist, die Stirn- und Facettenaugen als selbständige Bildungen der Hypodermis nebeneinander zu betrachten.

Vortrag des Herrn FRANZ (Helgoland):

Der Fächer im Auge der Vögel.

Über die Funktion des Fächers (*Pecten*) im Auge der Vögel sind seit etwa 200 Jahren die allerverschiedensten Hypothesen aufgestellt worden. Der Fächer sollte als Linsenmuskel, als Thermoskop, als Lichtabblender, als Organ zur Trennung der beiden Sehzentren des Vogelauges, als Ernährungsorgan, als Regulator des intraokularen Druckes funktionieren.

Unter diesen verschiedenen Hypothesen hat im Laufe der Zeit die RABLSche¹, daß das Pecten ein Regulator des intraokularen Druckes

¹ Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 67, S. 114. 1899.

sei, die meiste Geltung gewonnen, wohl vornehmlich¹ deshalb, weil scheinbar gewisse ophthalmoskopische Beobachtungen für dieselbe sprechen; nämlich die von ZIEM² mitgeteilten, auf Grund deren dieser Autor zu der Ansicht kam, daß der Fächer geradezu das Schwellgewebe des Vogelauges darstelle.

Ich will es keineswegs leugnen, daß der Fächer wahrscheinlich auch als Schwellgewebe funktioniere, meine aber, daß ein zwingender Beweis für diese Ansicht nicht erbracht ist, auch nicht durch die Arbeit ZIEMS. Es liegt eine ältere, von ZIEM nicht berücksichtigte Arbeit von H. BEAUREGARD³ über denselben Gegenstand vor, und dieser Autor kam — gleichfalls durch ophthalmoskopische Untersuchung — zu dem sehr einleuchtenden Ergebnis, daß die erkennbaren vibrierenden Bewegungen des Fächers stets durch gleichzeitige Nickhautbewegungen induziert werden. BEAUREGARD glaubte daher schließen zu dürfen, der Fächer vermittele der Netzhaut eine sehr feine Gesichtspertzeption von den Zuständen der Augénmuskeln. Wenn ich auf Grund dieser Beobachtungen also die Hypothese ZIEMS nicht für zwingend erachte, so halte ich andererseits auch die Hypothese BEAUREGARDS nicht für so zuverlässig wie seine Beobachtungen. Wenn beim Versuchstier die Bewegungen der Nickhaut auch auf den Fächer wirkten, so folgt daraus noch nicht, daß dies auch im normalen Zustande, an dem in Freiheit lebenden Tiere der Fall ist. Vielmehr ist es nur wahrscheinlich, daß die Muskelkontraktionen beim Experiment ungewöhnlich stark sind, daß sie aber normalerweise nicht Bewegungen des Fächers hervorrufen. Ich kann daher nur schließen, daß man über die Funktion des Fächers noch nichts Positives weiß.

Ich glaube nun durch morphologische und histologische Untersuchungen das Problem fördern zu können, indem ich wenigstens so viel mit Bestimmtheit nachweise, daß das Pecten ein Sinnesorgan ist; und zwar ist es seinem Baue nach durchaus geeignet, die intraokularen Druckschwankungen zu perzipieren, welche bei der Akkommodation des Vogelauges von der hinteren Linsenfläche her entstehen. (Daß die hintere Linsenfläche ihre Form und der hintere Linsenpol bei der Akkommodation seine Lage wirklich verändert, ist durch A. v. PFLUGK⁴ vermittels Mikrotomschnitten durch das ruhende und das akkommodierte Auge erwiesen.)

¹ So bei PÜTTER, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 17. S. 338. 1903.

² Das Schwellgewebe des Auges. Archiv pathol. Anat. Vol. 126. 1891.

³ Recherches sur les réseaux vasculaires de la chambre postérieure de l'oeil des vertébrés. Annal. scienc. natur. 6. série, Zool. T. H. 1876.

⁴ Über die Akkommodation des Auges der Taube nebst Bemerkungen über die Akkommodation des Affen (*Macacus Cynomolgus*) und des Menschen. Wiesbaden 1906.

Von der Morphologie des Pecten ist zunächst zu erwähnen, daß alle seine aus dem Augengrunde hervorstehenden Falten gegen die hintere Linsenfläche konvergieren. Ferner ist das Pecten bei fast allen Vögeln mit einem oder gar mit mehreren kleinen, gegen die Linse gerichteten Spitzchen besetzt, die der Aufmerksamkeit früherer Untersucher nur infolge weniger gut konservierten Materials entgangen sein können. Sie finden sich bei so vielen Arten und in so typischer Ausbildung, daß an ihrer funktionellen Wichtigkeit kein Zweifel sein kann, obwohl nicht unerhebliche individuelle Variationen vorkommen. Beim Uhu fand ich in beiden Augen eines Individuums sogar einen langen, fingerförmigen Fortsatz, dessen Länge der Höhe des Fächers selbst fast gleichkommt und der distal in ein feines Knöpfchen endigt. (Bei der zum Vortrage gehörigen Demonstration wurde dann das Auge eines zweiten Uhus in Gegenwart der Herren Fachgenossen durchschnitten, und zu meiner Überraschung fand sich darin an Stelle des langen fingerförmigen Fortsatzes nur ein kurzes Spitzchen.)

Die histologische Untersuchung knüpfte sich zunächst an diese Spitzchen, und es zeigte sich, daß diese Spitzchen z. B. im Adlerauge dicht mit Sinneshärcchen besetzt sind. Der Zusammenhang eines Härchchens mit einer Nervenfasern ist oftmals nachzuweisen, und überhaupt ist das Spitzchen überall mit feinsten, nach der Oberfläche hin strebenden Fasern, offenbar Nervenfasern, durchsetzt. Die Sinneshärcchen stehen überall quer zur Richtung der Druckschwankungen (d. h. etwa vertikal zur Augenachse) und sind damit aufs trefflichste geeignet, durch die Druckschwankungen in leichte Bewegungen versetzt zu werden, die zur Perception gelangen.

Ferner finden sich an denjenigen Wänden des Fächers, auf welche die Druckschwankungen senkrecht treffen müssen, feinste Sinneskölbchen. Solche Sinneskölbchen finden sich auch an dem Knöpfchen, in welches der oben erwähnte fingerförmige Fortsatz des Uhu-fächers endigt. Sehr interessant ist weiter, daß auch die Gefäßwände mit Sinneskölbchen ringsum dicht umstellt sind; freilich nur in den distalen, der Linse genäherten Partien des Fächers, wie sich überhaupt nur in diesen die Kölbchen und Härcchen finden.

Ich glaubte nunmehr, nach Nervenfaserbündeln im Pecten suchen zu sollen, erkannte aber bald, daß hierbei eine falsche Vorstellung zugrunde lag. Durch genauere Untersuchung stellte sich heraus, daß es keine besonderen Nerven im Pecten gibt, sondern das ganze Pecten ist, wenn man von seinen Blutgefäßen absieht, ein nervöses Gewebe, ein dichter Filz von Nervenfasern, die zusammen mit dem Nervus opticus ins Auge eintreten. Ich muß hier bezüg-

lich der Details auf spätere Mitteilungen verweisen, Abbildungen habe ich einer ans Biol. Zentralblatt eingesandten Arbeit mitgegeben. Ich weise hier nur noch darauf hin, wie gering der Anteil der Gefäße am Aufbau des Pecten ist. Die einzigen mesodermalen Bestandteile sind außer dem Blute und den Blutzellen die Gefäßendothelien. Muscularis und Adventitia fehlen gänzlich, nach außen ist das Gefäßendothel von einer ganz eigenartigen, gelatinösen Membran umscheidet. Auch frühere Untersucher haben dieselbe bereits gesehen, und ich meine, daß wir ihr wegen ihres ganz einzig dastehenden Charakters jedenfalls gleichfalls einen nervösen Ursprung zuschreiben müssen, wie sie auch mit dem übrigen nervösen Gewebe des Pecten in engstem Zusammenhange steht. Ich möchte hier noch bemerken, daß die Sinnesperzeptoren des Pecten allem Anscheine nach nicht zellige Elemente sind, sondern bloße Endigungen von Nervenfasern, »primäre Sinnesorgane« in der Ausdrucksweise HESSES.

Mit diesen Befunden ändert sich natürlich nicht nur unsere physiologische, sondern auch unsere morphologische Auffassung vom Fächer. Es ist nicht mehr gestattet, denselben fortan als mesodermales Gebilde zu betrachten und ihn mit dem Processus falciformis des Fischauges zu vergleichen. Er ist ectodermaler Herkunft.

Sehr interessant wäre eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Fächers, die ich gern ausführen würde, wenn ich das Material dazu hätte. Da dies nicht der Fall ist, so habe ich die embryologische Literatur studiert und namentlich in der schon erwähnten Arbeit BEAUREGARDS Wichtiges gefunden. Namentlich ist zu beachten, daß BEAUREGARD einen embryonalen, gefäßfreien Fächer auf frühen Stadien findet, und in ihm sah Verfasser Zellen, die mit den embryonalen Zellen der Retina, freilich auch mit denen der Chorioidea in ihrem Aussehen übereinstimmen. Ferner meint BEAUREGARD, die Intervalle zwischen den Gefäßen des Pecten seien mit einem Stützgewebe erfüllt, dessen Fasern größtenteils aus dem Bindegewebe des Sehnerven kommen. Den Verlauf der Fasern hat also BEAUREGARD sehr richtig erkannt, nur glaubte er, da er das Pecten für ein mesodermales Gebilde hielt, dieselben für bindegewebig halten zu müssen. Es wird geliefert »von den Bindegewebstrabekeln, die die Masse der Retina durchsetzen«. Diese Beobachtung kann ich vollkommen bestätigen, nur wissen wir heute schon längst, daß die MÜLLERSchen Stützfasern der Retina — denn diese hatte BEAUREGARD offenbar vor sich — gleich allen übrigen Teilen der Retina ektodermalen Ursprungs sind.

Schließlich wäre die Frage zu stellen, welche Bedeutung dieses im Pecten gegebene Sinnesorgan für den Vogel habe. Es ist für mich mehr als wahrscheinlich, daß der Vogel die bei der Akkommodation entstehenden intraokularen Druckschwankungen nicht als solche empfindet, sondern durch dieselben ein Urteil gewinnt über die in jedem Moment ausgeführten Akkommodationsbewegungen und damit über die Entfernung der Objekte. Das Vogelauge, das bekanntlich am stärksten von allen tierischen Augen zu akkommodieren vermag, hat also im Pecten ein besonderes Sinnesorgan für das räumliche Sehen.

Diskussion:

Herr Prof. HOFER (München):

Herr Dr. FRANZ: Die Forderung des Herrn Prof. HOFER ist theoretisch durchaus berechtigt, praktisch aber nicht, denn wenn man eine Untersuchung über Augen, speziell über das Pecten macht, kann man nicht so leicht eine gleichzeitige Untersuchung über den Verlauf der Nervenbahnen und über die Nervenkerne des Gehirns anstellen. Die spezifische Funktion (»spezifische Energie«) eines Sinnesorgans wird übrigens nicht durch den Ursprung seiner Innervation, sondern durch seine Anpassung an bestimmte Reize bedingt. Die Betrachtung des Fächers von physikalisch-technischen Gesichtspunkten aus (Sinneshärchen an den vertikalen, Kölbchen an den horizontalen Wänden [wenn man die Cornea des Auges nach oben orientiert]) spricht nur zugunsten der Auffassung, daß es ein Organ zur Perzeption der intraokularen Druckschwankungen ist.

Demonstrationen:

Herr MEISENHEIMER (Marburg): Transplantations- und Kastrationsversuche an Schmetterlingsraupen.

Herr SPEMANN (Würzburg): Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges.

Herr G. TECHOW (Marburg) a. G.: Schalenregeneration und -transplantation bei Land- und Wasserschnecken.

Herr HAECKER (Stuttgart) mit den Herren Dr. J. SCHILLER und H. MATSHECK (Stuttgart): Über die »Vierergruppen« der Copepoden unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

Herr KORSCHOLT (Marburg): Mehrfachbildung, Regeneration und Transplantation bei Oligochaeten, besonders im Hinblick auf die Polarität des Körpers (nach Untersuchungen der Herren C. MÜLLER, RUTTLOFF und LEYPOLDT).

Vierte Sitzung.

Donnerstag, den 11. Juni 9—1 Uhr.

Der Herr Vorsitzende bringt die schon früher mehrfach besprochene Angelegenheit eines von der Gesellschaft einzurichtenden Tauschverkehrs und die damit verbundene Gründung einer Bibliothek zur Beratung. Auf Anregung des Herrn PLATE (Berlin) solle die Gesellschaft für die von ihr verschickten Exemplare der Verhandlungen die Schriften anderer Gesellschaften oder sonstige Publikationen eintauschen, um damit den Grundstock einer Bibliothek zu schaffen (»Verhandlungen« der 17. Jahresversammlung in Rostock, S. 109, 1907). Wie der Herr Vorsitzende mitteilt, hat sich der Vorstand eingehend mit der Frage beschäftigt, ist aber ebenso wie schon vor Jahren bei Beratung derselben Angelegenheit (im Vorstand und in der Versammlung selbst) zu dem Schluß gekommen, daß die Einrichtung eines Tauschverkehrs ebenso wie die Gründung einer Bibliothek für die Gesellschaft größere Schwierigkeiten, als Vorteile mit sich bringen dürfte. Der Vorstand möchte vielmehr vorschlagen, die Versendung der »Verhandlungen« an Nichtmitglieder (auswärtige Institute, Gesellschaften usw.), nachdem sie 5 Jahre stattgefunden hat, im nächsten Jahre aufhören zu lassen, weil der Gesellschaft aus dieser Versendung unverhältnismäßig hohe Kosten erwachsen. Da sich keinerlei Widerspruch gegen diesen Vorschlag erhebt, wird der Beschluß des Vorstands von dem Herrn Vorsitzenden zur Abstimmung gebracht und von der Versammlung einstimmig angenommen.

Auf den von den Rechnungsrevisoren erstatteten Bericht erteilt die Versammlung dem Schriftführer Entlastung.

Vortrag des Herrn NÜSSLIN (Karlsruhe):

Die Larven der Gattung *Coregonus*, ihre Beziehungen zur Biologie, und ihre systematische Bedeutung.

(Mit 17 Figuren im Text.)

Allgemeines.

Eine gelegentliche Vergleichung der dem Ei entschlüpften Larven des Blaufelchen (*C. wartmanni* Bloch) und des Gangfischs (*C. macrophthalmus* Nübl. hatte mir 1907¹ den bedeutenden Unterschied der Larvenformen innerhalb der Gattung *Coregonus* gezeigt. Es lag daher nahe, die Beobachtungen auch auf andere *Coregonen*-formen auszudehnen, um auf diese Weise der eben so schwierigen wie arg vernachlässigten *Coregonen*systematik Dienste zu leisten.

¹ Biol. Zentralbl. 1907.

Heute weiß ich durch die Untersuchung von etwa 16 Coregonenformen, daß Blaufelchen und Gangfisch, welche noch von v. SIEBOLDT für artidentisch gehalten worden sind, mit der Auffassung des Gangfisches als Jugendform des Blaufelchens, den überhaupt vorkommenden Extremen der bisher untersuchten Formen der Gattung nahe stehen.

Der Blaufelchen ist einer der typischsten pelagischen Coregonen, der pelagisch nur im tiefen See lebt, rein limnoplanktonisch sich ernährt, und pelagisch laicht; der Gangfisch dagegen hat von den nach Art des Lachses lebenden Stammformen der Gattung vieles beibehalten: eine mannigfaltig wechselnde Lebensweise und Ernährungsart, und vor allem in seiner reinen Stammform das Laichen im fließenden Wasser¹.

In der folgenden Studie soll der Versuch gemacht werden:

1) im Interesse der Systematik ebensowohl auf die zum Teil erheblichen Verschiedenheiten, wie auf das Zusammengehörige der beobachteten Larvenformen hinzuweisen,

2) die biologischen Beziehungen zwischen der Gesamterscheinung der einzelnen Larvenformen und ihren Lebensbedingungen zu ermitteln,

3) das geographisch-phylogenetische Moment zum Ausdruck gelangen zu lassen, welches gerade für die Coregonen ein besonderes Interesse gewinnt, weil sie ursprünglich nordische Meeresbewohner und im Süßwasser laichende Fische gewesen sind, die einst in Europa bis zu den westlichen und nördlichen Seen der Alpenschranke südwärts vorgedrungen und daselbst seßhafte Binnenseebewohner geworden sind.

Es sei schon hier betont, daß meine Studie sich nur über einen bescheidenen Teil aller europäischen Coregonen erstreckt, daß daher die Folgerungen aus dem bisher gesammelten Material einen provisorischen Charakter tragen müssen; es sei auch schon hier der Wunsch zum Ausdruck gebracht, daß jüngere Kräfte dem interessanten Thema einer natürlichen Coregonensystematik ihre Mithilfe zuweisen möchten, ist doch gerade dieser Teil der Ichthyologie und der Hydrobiologie, welche letztere Wissenschaft in den letzten Jahrzehnten so große Fortschritte gemacht und so viele begeisterte und erfolgreiche Jünger gefunden hat, über alle Maßen vernachlässigt worden.

Was die Systematik der europäischen Coregonen betrifft, so

¹ Einige Formen des Gangfisches, sowohl im Untersee als im Obersee, haben sich anderen Laichgewohnheiten angepaßt.

ist seit der Veröffentlichung der Arbeit des Verfassers¹ vom Jahre 1882 insbesondere V. FATIO² für die Schweiz, sodann LILLJEBORG³ für Skandinavien zu erwähnen.

V. FATIO hat zwar alle Coregonen der Schweiz beschrieben und mit Namen versehen, doch ist er dem schwierigen Thema nicht gerecht geworden.

Es ist deshalb eine ganz neue Arbeit erforderlich, und zwar vor allem eine zuverlässige Erforschung der Einzelformen.

Inbezug auf die Nomenklatur gehe ich natürlich auf die Spezies zurück, welche ich 1882 aufgestellt habe, die FATIO zwar anerkannt, aber gegen die Gesetze der Nomenklatur umgetauft hat.

Es wird sich heute empfehlen, die einzelnen Coregonen, die als verschiedene Formen erkennbar sind, nach allen Richtungen zu erforschen und fest zu umschreiben, die Zusammenfassung in höhere Kategorien dagegen der Zukunft zu überlassen.

Die Frage, ob die Einzelform eine Art, oder nur eine Varietät, oder Lokalrasse ist, wird in den meisten Fällen noch unlösbar sein. Erst eine in die Tiefe gehende Erforschung der Einzelformen nach allen Seiten der Morphologie, Biologie und Entwicklung wird später eine Entscheidung darüber bringen können. Die tiefgehendste Einzelforschung hat nicht nur ein rein zoologisches, sondern auch ein praktisch ichthyologisches Interesse. Über die meisten unserer Coregonen wissen wir bisher noch sehr wenig.

Nur Blaufelchen und Gangfisch des Bodensees sind inbezug auf innere und äußere Morphologie, inbezug auf Vorkommen, Lebensweise, Ernährung und Laichgewohnheiten, inbezug auf die Histologie des Eis und die Merkmale der Larvenform jetzt so bekannt, daß schwerlich ein Zoologe, der tiefe Einsicht in alle diese Details genommen hat, deren Artverschiedenheit anzweifeln wird. Wir dürfen daher hoffen, daß auch für andere Coregonen eine eingehende Forschung sichere Erkenntnisse inbezug auf den systematischen Charakter geben wird. In diesem Sinne erhoffe ich von der genauen Erforschung auch der Larvenformen eine spätere Förderung unserer systematischen Erkenntnisse.

Was die biologischen Beziehungen der Larvenformen betrifft, so war zum Voraus zu erwarten, daß die ungeschützt am flachen Ufer laichenden Coregonen andere Larvenformen haben

¹ NÜSSLIN, O., Beiträge zur Kenntnis der *Coregonus*-Arten des Bodensees usw. Zoolog. Anz. 1882. Nr. 104 u. f.

² FATIO, V., Les Corégones de la Suisse 1885. Recueil. zool. Suisse No. 4. t. II. — Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. V. II^me Partie. 1890.

³ LILLJEBORG, Sveriges och Norges Fiskar. V. Upsala.

werden, als die pelagischen Tiefelaicher. Als ein Hauptergebnis meiner Untersuchungen darf ich schon hier hervorheben, daß die im Schutze der gleichmäßig stillen gleichtemperierten und vom Lichte unbeeinflussten Tiefe ausschlüpfende Larve einer pelagischen Art in einem früheren Embryonalstadium das Ei verläßt, als die allen Umbilden und Wechseln unterworfenen Larve einer uferlaichenden Art.

Daß sich alle möglichen Abstufungen in den Larvenformen finden, war bei der Mannigfaltigkeit der Laichgewohnheiten und der Seencharaktere vorauszusehen gewesen. Auch hier muß eingehende Forschung noch vieles aufklären.

Was das geographisch-phylogenetische Moment betrifft, so mußten wir davon ausgehen, daß nordische Coregonen die Stammformen der nordalpinen gewesen sind.

Einer der heute noch ursprünglichsten Coregonen scheint *Cor. oxyrhynchus* L. zu sein, der nach LILLJEBORG auch in Skandinavien eine große Verbreitung besitzt und von der Nordsee aus z. B. in die Weser geht. Er hat die schlankste und die mit relativ höchster Schwanzflosse ausgestattete Larve. Als Flußlaicher hat *oxyrhynchus* L., wohl dem spärlichen Potamoplankton entsprechend, eine relativ bescheidene gelbe und schwarze Pigmentierung, gegenüber seinen nordischen Genossen, die im planktonreichen See und im Brackwasser laichen. Der Ostseeschnäpel und die baltische Peipusmaräne, dann die Madümaräne, sind in bezug auf Reichtum an Pigment äußerste Extreme. Alle nordischen Coregonen haben übrigens eine relativ reiche gelbe Pigmententwicklung. Diese letztere ist bei den nordalpinen Coregonen mehr oder weniger verloren gegangen. Pelagisch lebende Coregonen haben es ganz verloren. In beschränkter Ausbildung ist es noch bei uferlaichenden Formen der nordalpinen Seen vorhanden, jedoch nicht immer. Es hat sich jedoch hier hauptsächlich auf das Schwanzende zurückgezogen, und erscheint oft als ein Rudiment, das erst mit stärkeren Vergrößerungen gesucht werden muß, während die rein gelbe oder grünlichgelbe Rückenfärbung der nordischen Coregonen selbst dem unbewaffneten Auge auffällt. Das gelbe Pigment ist im klaren planktonarmen Wasser der alpinen und subalpinen Seen überflüssig geworden. So ist das gelbe Pigment das wichtigste Kriterium für die phylogenetisch-geographische Relation. Es erscheint unzweifelhaft, daß der pelagisch lebende Tiefelaicher mit seinen des gelben Pigments völlig entbehrenden Larven ein abgeleiteter in relativ junger Epoche durch Anpassung entstandener Nachkomme einer nordischen Stammform ist.

Im nachfolgenden werde ich Gelegenheit finden, bei der Be-

sprechung der Hauptmerkmale der Coregonen-Larven auf solche Beziehungen zurückzukommen.

Hauptmerkmale zur Unterscheidung der Coregonenlarven sind insbesondere die Größe der Larve, die Form des Dottersacks, das Auftreten des gelben und schwarzen Pigments.

Wir werden im nachfolgenden diese Hauptmerkmale der Reihe nach behandeln.

Merkmale von geringer Bedeutung sind Augengröße und Brustflossenlänge, da sie nur in einzelnen Fällen zur Charakterisierung dienen können. Ebenso ist die Zahl der Myomeren nur für wenige Fälle diagnostisch bedeutsam, vor allem zur Abtrennung des *C. albula* L., der mit ca. 35 Myomeren vom Kopf bis zum Ureter von allen übrigen untersuchten Larven abweicht, bei denen die entsprechende Zahl 38—40 beträgt.

Die Wirbel sind bei den jungen Larven der Coregonen noch nicht gebildet. Dagegen beginnt bei den spätreifen Larvenformen an der ventralen Hälfte der Schwanzflosse schon früh die Bildung von Knorpelstrahlen, hier findet sich bei solchen Larven auch schon frühzeitig ein Blut-Capillarnetz, auch rücken häufig schwarze Chromatophoren an diese Stelle. Bei den Frühgeburtslarven der nordalpinen Coregonen ist dagegen an dieser Stelle längere Zeit noch keine besondere Differenzierung zu sehen.

Es folgt hier zunächst eine analytische Bestimmungstabelle für die bis jetzt bekannten Coregonenlarven. Dieselbe ist nach möglichst leicht festzustellenden kurzen Merkmalen entworfen, und stellt zugleich eine Anordnung der Larven nach den 3 Hauptgruppen der Dottersackvorkommnisse dar.

Auch diese Tabelle kann nur als eine provisorische Arbeit Geltung in Anspruch nehmen, da häufig nur wenige Exemplare zu Grund gelegt werden, daher keine größeren Durchschnittszahlen gegeben werden konnten.

Mit Ausnahme des *Cor. sulzeri* ist für alle Einzelformen der Tabelle eine Abbildung beigegeben, welche die Form der Larve und die Verteilung des schwarzen Pigments, sowie die Anordnung der Myomeren wiedergibt. Sämtliche Figuren sind im Maßstabe von etwa 7,5 zu 1 ausgeführt.

Übersicht der bisher bekannten Coregonen-Larven.

- 1' Larven mit mehr oder weniger schlankem Dottersack. Dottersackhöhe (D^h) verhält sich zur Schwanzflossenlänge (S^h) wie 1 : 1,1 bis 1 : 1,5. D^h also kleiner als S^h .

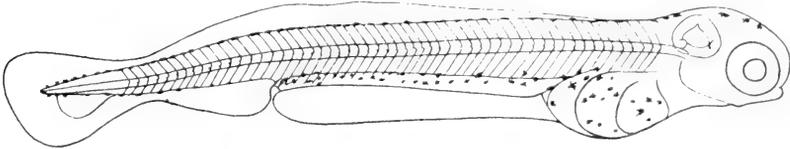
2' Gelbes Pigment tritt vom Kopfrücken bis zur Schwanzspitze schon für das unbewaffnete Auge neben reichlichem schwarzem Pigment hervor. Größte Larvenformen.

3' Dottersack länglich. $D^h : S^h = 1 : 1,5$.

Länge 12—13 mm 1. *C. oxyrhynchus* L.

(Fig. 1.)

Nordseeschnäpel.

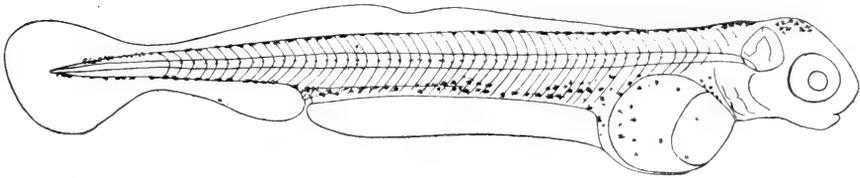


3, Dottersack fast kugelig. $D^h : S^h = 1 : 1,1$.

Länge 14—15 mm 2. *C. lavaretus* L.

(Fig. 2.)

Ostseeschnäpel.



2, Gelbes Pigment fehlt oder ist nur schwach entwickelt und erst bei Vergrößerungen über 20 zu erkennen.

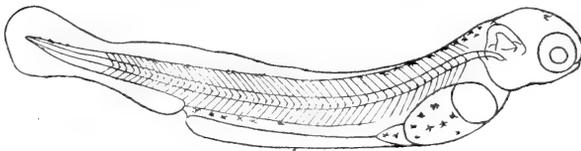
3' Formen unter 11 mm Gesamtlänge. $D^h : S^h = 1 : 1,3$.

4' Gelbes Pigment fehlt ganz, schwarze dorsale Pigmentzellen spärlich und klein.

5' 9,5 mm lang. Brustflosse ca. 13 % 3. *C. spec.?*

(Fig. 3.)

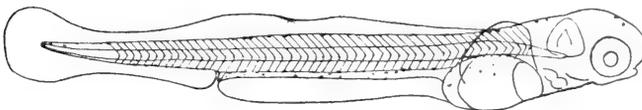
Albock des Thuner Sees.



5, 10,5 mm lang. Brustflosse ca. 11 % 4. *C. spec.?*

(Fig. 4.)

Riedling des Traunsees.



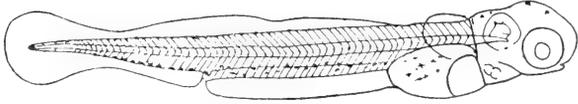
4, Gelbes Pigment als variables Rudiment in der Schwanzgegend durch stärkere Vergrößerung nachweisbar

schwarzes Pigment in mittlerer Ausbildung, zahlreich verteilt, aber nicht kräftig. Brustflosse ca. 11 %, 9,5 bis 10,7 mm lang

5. *C. spec.?*

Bondelle des Neuenb. Sees.

(Fig. 5.)

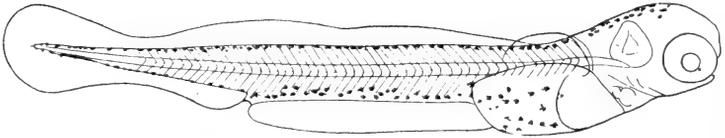


3, Gesamtlänge etwa 12 mm. $D^h : S^h = 1 : 1,2$. Gelbes Pigment noch nicht untersucht.

6. *C. macrophthalmus* Nüssl.

Gangfisch des Bodensees.

(Fig. 6.)



1, Larven mit mittlerer Dottersack- u. Schwanzflossenentwicklung, $D^h : S^h = 1 : 1$ bis $1 : 0,85$.

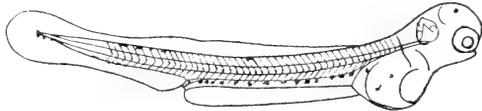
2' Gelbes Pigment schon bei unbewaffnetem Auge deutlich erkennbar.

3' Schwarzes Pigment am Rumpf dorsal ganz vereinzelt, gelbes Pigment bildet daher einen schmalen, reingelben, dorsalen Streifen. Kleinste Coregonenlarve bis ca. 8 mm Länge

7. *C. albula* L.

Kleine Maräne.

(Fig. 7.)



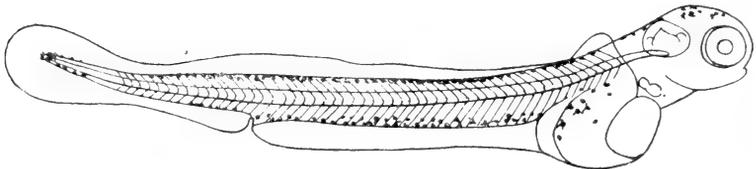
3, Gelbes und schwarzes Pigment auf dem Rücken reichlich durchmischt, wodurch eine grünliche Färbung entsteht. Größere Formen von ca. 12 mm.

4' Gelbes Pigment zum Teil aufdringlich entwickelt und hinten lateral rein hervortretend, 12,6 mm. $D^h : S^h = 1 : 0,9$

8. *C. maräna* Bloch.

var. Peipusmaräne.

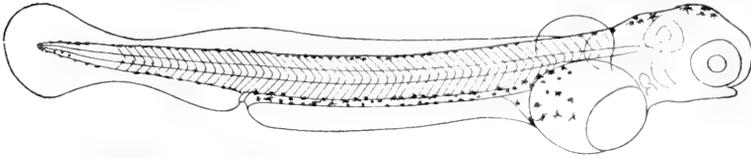
(Fig. 8.)



4, Gelbes Pigment tritt ungemischt nicht deutlich hervor. $D^h : S^h = 1 : 1$. 11,8 mm

(Fig. 9.)

9. *C. mariina* Bloch.
var. Wittingauer Maräne.



2, Gelbes Pigment schwach entwickelt oder fehlend, ca. 11 mm Körperlänge.

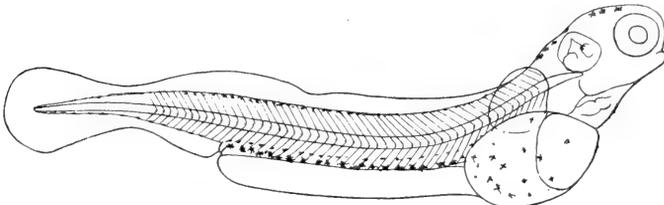
3' Gelbes Pigment, insbesondere in der Schwanzregion noch vorhanden.

4' Schwarzes Pigment auch an Kopf und Rumpfrücken kräftig entwickelt.

$D^h : S^h = 1 : 0,95$

(Fig. 10.)

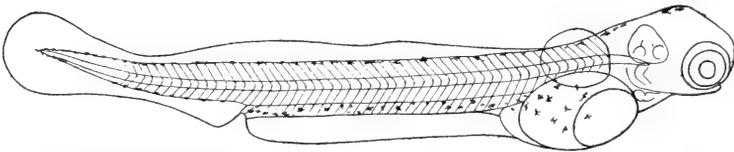
10. *C. fera* Jur., Sand-Silberfelchen des Bodensees.



4, Schwarzes Pigment an Kopf und Rumpfrücken spärlich und schwach entwickelt. $D^h : S^h = 1 : 1$

(Fig. 11.)

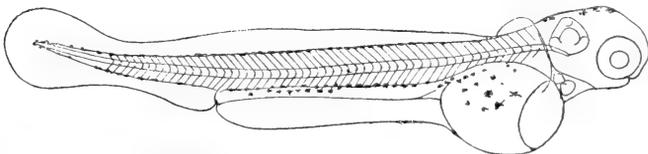
11. *C. spec.?*
»Palée« des Neuenb. Sees.



3, Gelbes Pigment fehlt gänzlich. Schwarzes Pigment stark entwickelt. $D^h : S^h = 1 : 0,85$

(Fig. 12.)

12. *C. steindachneri* Nüssl.
Rheinanken des Traunsees.



1,, Larven mit schwerem Dottersack u. schwacher Schwanzflosse. $D^h : S^h = 1 : 0,7$ bis $1 : 0,4$.

D^h also weit größer als S^h .

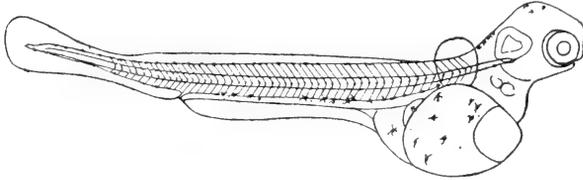
2' Schwarzes Pigment dorsal und ventra mehr oder weniger reich verteilt, gelbes Pigment zum Teil nachgewiesen.

3' Dottersack eiförmig. Larven 9,5 mm lang.

4' Schwarze Pigmentzellen klein, Pigment daher schwach, gelbes Pigment vorhanden. Dottersacköl farblos. . . 13. *C. spec.?*

(Fig. 13.)

»Großes Züricher Albeli«.

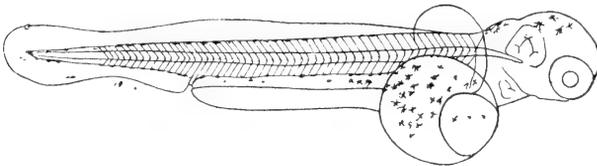


4, Schwarze Pigmentzellen groß, Pigment daher stark hervortretend. Gelbes Pigment? Dottersacköl hellgelb. 14. *C. sulzeri* Nüssl., Pfäffikoner Albeli. Pfäffikoner See.

3, Dottersack kugelig. Larve 9,5 mm lang. Schwarzes Pigment reich und stark. Gelbes Pigment? 15. *C. spec.*

(Fig. 14.)

»Lavaret« Lac du Bourget.

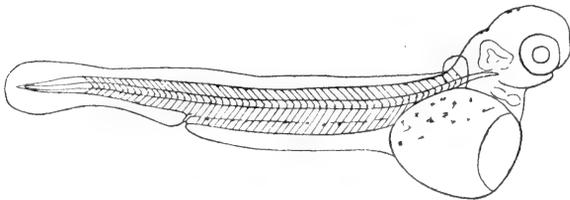


2, Schwarzes Pigment dorsal schwach entwickelt oder fehlend. Gelbes Pigment völlig fehlend. $D^h : S^h = 1 : 0,5$ bis $1 : 0,4$.

3' Schwarzes Pigment dorsal schwach entwickelt. Dottersacköl kupferrötlich. 9,5 mm lang. $D^h : S^h = 1 : 0,4$ 16. *C. wartmanni* Bloch.

(Fig. 15.)

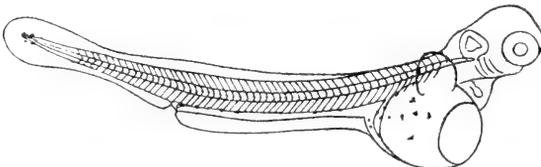
Blaufelchen des Bodensees.



3, Schwarzes Pigment dorsal völlig fehlend. Dottersacköl farblos. 8,5 mm lang. $D^h : S^h = 1 : 0,5$ 17. *C. spec.?*

(Fig. 16.)

»Kleines Züricher Albeli«.



Die einzelnen Hauptmerkmale.

Größe. Daß dem größeren Ei auch eine größere Fischlarve entschlüpft, ist *a priori* naheliegend und scheinbar selbstverständlich. Wenn wir jedoch die Reihenfolge der Tabelle I, in welcher die Coregonen nach dem Eidurchmesser vom kleinsten bis zum größten Ei aufeinanderfolgen, und die jedem Ei entsprechende Larvenlänge angegeben ist, durchgehen, so sehen wir wesentliche Abweichungen von obiger Relation.

Tabelle I.

| Nr. | N a m e | Ei- durch- messer mm | Länge der Larve mm | Ei- durchmesser zu Larven- länge | Dottersack- höhe (D ^h) zu Schwanz- flossenhöhe (S ^h) |
|-----|---|-------------------------------|-----------------------------|---|---|
| 1 | <i>Coregonus albula</i> L. | 1,8 | 7,8 | 1:4,3 | 1:0,9 |
| 2 | Kleines Züricher Albeli | 2,1 | 8,5 | 1:4,0 | 1:0,5 |
| 3 | Bondelle. Neuchâtelers See | 2,2 | 9,5 | 1:4,3 | 1:1,3 |
| 4 | Riedling. Traunsee | 2,3 | 10,5 | 1:4,5 | 1:1,3 |
| 5 | <i>C. sulzeri</i> Nüssl. 1882, Pfäffiker Albeli | 2,4 | 9,5 | 1:4,0 | 1:0,7 |
| 6 | <i>C. wartmanni</i> Bloch, Blaufelchen | 2,5 | 9,5 | 1:3,8 | 1:0,4 |
| 7 | Palée, Neuchâtelers See | 2,6 | 11,6 | 1:4,5 | 1:1,0 |
| 8 | Großes Züricher Albeli | 2,7 | 9,5 | 1:3,5 | 1:0,6 |
| 9 | Thuner Albock | 2,7 | 9,5 | 1:3,5 | 1:1,3 |
| 10 | <i>C. steindachneri</i> Nüssl. 1882, Rheinanken. Traunsee. | 2,7 | 11,0 | 1:4,1 | 1:0,85 |
| 11 | Lavaret. Lac du Bourget | 2,8 | 9,5 | 1:3,4 | 1:0,6 |
| 12 | <i>C. oxyrhynchus</i> L., Nordseeschnäpel. | 2,9 | 12,6 | 1:4,3 | 1:1,5 |
| 13 | <i>C. maräna</i> Bloch var. Peipusmaräne | 2,9 | 12,6 | 1:4,3 | 1:0,9 |
| 14 | <i>C. macrophthalmus</i> Nüssl. 1882, Gangfisch | 3,0 | 12,0 | 1:4,0 | 1:1,2 |
| 15 | <i>C. fera</i> Jur. Silberfelchen | 3,2 | 11,1 | 1:3,5 | 1:0,95 |
| 16 | <i>C. maräna</i> Bloch var. Wittingauer Maräne | 3,4 | 11,8 | 1:3,5 | 1:1,0 |
| 17 | <i>C. lavaretus</i> L. Ostseeschnäpel | 3,6 | 14,5 | 1:4,0 | 1:1,1 |

Wir haben deshalb in der Tabelle II eine Gruppierung der Coregonenarten in der Weise vorgenommen, daß wir die Reihenfolge der Eigrößen nach der Dottersackgröße zunächst in 3 Abteilungen sonderten.

Erst nach dieser Sonderung kommt obiges Gesetz: »Dem größeren Ei entspricht eine größere Larve« deutlich zum Ausdruck¹, sofern wir 3 Ausnahmen abrechnen.

1) In der ersten Längsreihe A macht sich vom Eidurchmesser 2,4 bis 2,8 mm keine Differenz in der Larvenlänge mehr bemerkbar, alle Larven gehen höchstens bis auf 9,5 mm Länge.

2) In der zweiten Längsreihe B tritt die Peipusmaräne mit 12,6 mm Länge auffallend aus der Reihe heraus. Eine Erklärung für das im Vergleich zur Wittingauer-Maräne bedeutend kleinere Ei der Peipus-Maräne möchte ich in der durch die künstliche Fischzucht hervorgerufene Beeinflussung dieser Form erblicken.

3) In der dritten Längsreihe tritt der Thuner Albock in auf-

Tabelle II.

| Eidurchmesser mm | A. Larven mit absolut hohem Dottersack | Larven- länge | Eidurch- messer mm | B. Larven mit absolut mittlerem Dottersack | Larven- länge | Eidurch- messer mm | C. Larven mit absolut niederm Dottersack | Larven- länge |
|---------------------|---|------------------|--------------------------|---|------------------|--------------------------|---|------------------|
| | | mm | | | mm | | | mm |
| 1,8 | <i>C. albula</i> | 7,8 | — | — | — | — | — | — |
| 2,1 | Kleines Züricher Albeli | 8,5 | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | 2,2 | Bondelle | 9,5 |
| — | — | — | — | — | — | 2,3 | Riedling. Traunsee | 10,5 |
| 2,4 | <i>C. sulzeri</i> | 9,5 | — | — | — | — | — | — |
| 2,5 | <i>C. wartmanni</i> | 9,5 | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | 2,6 | Palée | 11,6 | — | — | — |
| 2,7 | Großes Züricher Albeli | 9,5 | 2,7 | <i>C. steindachneri</i> | 11,0 | 2,7 | Thuner Albock | 9,5 |
| 2,8 | Lavaret | 9,5 | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | 2,9 | Peipusmaräne | 12,6 | 2,9 | <i>C. oxyrhynchus</i> | 12,6 |
| — | — | — | — | — | — | 3,0 | <i>C. macrophthal- mus</i> | 12,0 |
| — | — | — | 3,2 | <i>C. fera</i> | 11,1 | — | — | — |
| — | — | — | 3,4 | Wittingauer Maräne | 11,8 | — | — | — |
| — | — | — | 3,6 | <i>C. lavaretus</i> | 14,5 | — | — | — |

¹ Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß Unterschiede von $\frac{1}{10}$ Teilen eines Millimeters nicht besondere Berücksichtigung beanspruchen können, da die Messungen, insbesondere der Dottersacklarven, einstweilen noch nicht als Mittelzahlen aus großen Durchschnitten zu betrachten sind.

fallendster Weise aus der sonst ziemlich gesetzmäßigen Reihenfolge. Bei diesem Fisch haben durch künstliche Einsätze fremder Coregonen in den Thunersee erhebliche Beeinflussungen, mutmaßlich auch Bastardierungen, stattgefunden. Es geht dies ganz besonders auch daraus hervor, daß sich neuerdings die Laichzeit des Thuner Albock vom September in den Dezember—Januar verschoben, und eine lange Dauer angenommen hat.

Die Tabelle II klärt uns außerdem darüber auf, daß die dottersackschweren Larven (A) im Verhältnis zur Eigröße viel kleiner zum Ausschlüpfen gelangen, als die dottersackschlanken Formen (B u. C). Die auffallend geringere Größe ist eben bei den ersteren Larven ein embryonaler, ein »Frühgeburts« charakter. Der große Dottersack ist hier noch weniger zum Aufbau des Körpers verbraucht, während seine Vorräte bei den dottersackschlanken Formen teilweise auch zur Verlängerung des Körpers verwendet worden sind.

Dottersack.

Es ist längst bekannt, daß die verschiedenen Fischgattungen mit sehr verschieden entwickeltem Dottersack als Larven das Ei verlassen. Die Lachse und Forellen auf der einen Seite, deren Larven mit großem schweren Dottersack ausschlüpfen, und infolgedessen mehrere Wochen hindurch meist ruhig auf dem Boden liegen, die Heringslarven andererseits, die infolge ihres kleinen wenig aus dem Bauchprofil heraustretenden Dottersacks unstät und in beliebigen Wassertiefen umherschwimmen, sind lang bekannte Gegensätze.

Daß auch innerhalb einer Gattung bei den einzelnen Arten ähnliche Gegensätze vorkommen, konnte ich 1907 für die Gattung *Coregonus* nachweisen (Biol. Ztrbl. 1807), und zwar für Blaufelchen und Gangfisch. Die äußersten Extreme werden innerhalb der genannten Gattung, so weit wir heute wissen, durch den Blaufelchen einerseits und den Nordseeschnäpel andererseits vertreten.

Wenn wir das Verhältnis Dottersackhöhe (D^h) zur Schwanzflossenhöhe (S^h) zu Grunde legen, so zeigt ersterer (*Cor. wartmanni* Bloch) 1:0,4, letzterer (*Cor. oxyrhynchus* L.) 1:1,5; das heißt also: der Dottersack ist beim Blaufelchen über doppelt so hoch, als die Schwanzflosse, beim Nordseeschnäpel erreicht er nur zwei Drittel der Schwanzflossenhöhe.

Im Blaufelchen und Nordseeschnäpel haben wir aber auch die beiden biologischen Extreme der ganzen Gattung. Der Blaufelchen ist die am ausgesprochensten pelagisch lebende Art, er ernährt sich in engster Nahrungsbreite rein limnoplanktonisch, und er laicht pelagisch, indem er seine Eier in große Tiefen fallen läßt. Der

Nordseeschnäpel dagegen ist ein Meeresbewohner, der im Flusse laicht, also in geringer Tiefe.

Diesen biologischen Gegensätzen mußten morphologische Unterschiede der Larvenformen entsprechen, sie liegen nicht nur in den Charakteren des Dottersacks und den hiervon abhängigen Merkmalen, sondern auch in der Pigmentierung.

Aus den Unterschieden dieser beiden morphologischen und biologischen Extreme können wir uns zugleich eine Vorstellung bilden, in welcher Weise die Lebensweise auf die Gestalt und Pigmentierung einer Fischlarve eingewirkt hat.

Auch zeigt sich, daß die Larvencharaktere für die Diagnostik der Coregonenarten eine hervorragende Bedeutung haben müssen, weil in der Laichgewohnheit und im Larvenstadium die größten Gegensätze während des ganzen individuellen Lebens bestehen.

Es geht auch aus obigem Gegensatz hervor, daß die Arten mit großem Dottersack und reduzierter Pigmentierung als abgeleitete Formen aufgefaßt werden müssen, da der Nordseeschnäpel unzweifelhaft eine ursprüngliche Art ist, welche der ursprünglichen Heimat der Coregonen und der ursprünglichen Lebensweise von allen mitteleuropäischen Arten am nächsten steht.

Zwischen den Extremen des Blaufelchen und des Nordseeschnäpels gruppieren sich die mitteleuropäischen Formen in bezug auf den Dottersack von Art zu Art.

Es ist hierbei besonders bemerkenswert, daß keine der baltisch-norddeutschen Binnenseearten erhebliche Dottersackdimensionen erreicht hat, sie vertreten einen mittleren Typ, indem das Verhältnis von Dottersackhöhe zu Schwanzflossenhöhe zwischen 1:0,9 und 1:1,1 schwankt.

Erst bei nordalpinen Coregonen, aber nicht bei allen Arten, gewinnt der Dottersack eine extremere Entwicklung und erlangt Verhältnisse zur Schwanzflosse bis 1:04.

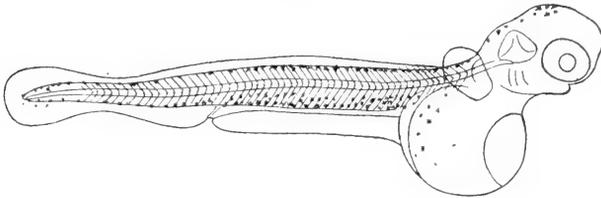
In diesem verschiedenen Verhalten der baltisch-norddeutschen und nordalpinen Coregonen kündigt sich als kausaler Faktor die verschiedene Seentiefe an. Während die baltisch-norddeutschen Seen als größte Tiefe etwa 60 m aufzuweisen haben, sinkt die Tiefe der nordalpinen Seen bis 200 m und darüber herab.

Es erscheint auch von Interesse, darauf hinzuweisen, daß unsere obige phylogenetische Ableitung, wonach die dottersackschlanken Formen, wie der Nordseeschnäpel, die Vorfahren der dottersackschweren Formen, wie des Blaufelchen gewesen sind, in scheinbarem Widerspruch zu den Folgerungen des biogenetischen Grundgesetzes steht.

Nach dem biogenetischen Grundgesetz folgen die ontogenetischen Stufen parallel zu den phylogenetischen Vorfahren aufeinander. Nun ist aber stets die dottersackschwere Larvenform eine ontogenetische Vorstufe für die dottersackschlanke Form, wonach also eine Form wie diejenige der Blaufelchenlarve die ursprünglichere sein müßte.

Es wäre jedoch durchaus verfehlt, bei den Coregonen ähnlich wie bei den Stadien der Froschentwicklung die embryonalen ontogenetischen Stufen gleichsam als Modelle für die phylogenetischen Vorfahren auffassen zu wollen, obgleich es leicht gelingt, embryonale Vorstufen der Larve durch künstliche Frühgeburt zu entwicklungsfähigen Larven zu erziehen. Eine solche am Leben gebliebene künstliche Frühgeburt der Peipusmaräne ist z. B. Figur 17, 14 Tage vor der natürlich geborenen Larve der Fig. 8 (s. Bestimmungstabelle) künstlich erzeugt.

(Fig. 17.)



In Wirklichkeit ist die phylogenetische Sukzession für die Larven der Coregonenarten die umgekehrte, als es das biogenetische Grundgesetz verlangt.

Es liegt in der Coregonenontogenie eine Caenogenese vor, welche durch Anpassung an die tiefen Laichorte entstanden ist. Die Geburtsstätten der pelagischen Tiefelaicher bieten den Larven Schutz, Ruhe, Dunkelheit, und gleichmäßige Temperatur. Infolge dieser Existenzbedingungen sind die Larven der pelagischen Coregonen Frühgeburten geworden, und konnte das Embryonalleben abgekürzt werden, während die gefährdeteren Uferlaicher Behendigkeit im Schwimmen besitzen müssen, daher in fortgeschrittenerer Entwicklung aus dem Ei hervorkommen. In diesem Sinne drängt sich ein Vergleich der pelagischen Coregonenarten mit den Nesthockern unter den Vögeln und mit den frühreif gebärenden Säugetieren auf, während die Coregonen mit dottersackschlanke Larven an die Nestflüchter und Hufsäugetiere erinnern.

Und wie die Nesthocker und die frühreifgebärenden Säugetiere blinde und zum Teil fast nackte Junge zur Welt bringen, so sind die Larven der pelagischen Coregonen mehr oder weniger pigmentarm.

Ein weiteres Merkmal der Larven pelagischer Coregonen liegt ferner in der geringen Entwicklung der Schwanzflosse, sowie des Flossensaumes überhaupt und in der geringen Größe der Larve. Die Länge der Larve geht hier nicht über ca. 9,5 mm, selbst bei relativ größerem Ei. Die geringe Flossenentwicklung im Zusammentreffen mit dem großem Dottersack macht die Larve des pelagischen Coregonen zu einem schlechten zappelnden Schwimmer. Alle diese Charaktere sind zugleich Frühgeburtsmerkmale.

Es muß hier betont werden, daß nicht immer mit einem größeren Dottersack eine niedere Schwanzflosse verbunden zu sein braucht. Ich möchte zum Beleg hierfür auf den Unterschied zwischen dem *Cor. albula* und dem kleinen Züricher Albeli hinweisen.

Cor. albula laicht in wenig tiefen norddeutschen Seen, der kleine Albeli im Züricher See, beide sind dottersackschwere Coregonen von geringster Größe, aber mit ganz verschiedener Schwanzflosse, sodaß bei *albula* ein Verhältnis 1:0,9, beim kleinen Züricher Albeli ein solches von 1:0,5 zu stande kommt. *Albula* ist ein guter Schwimmer, und trägt dorsal reichlich gelbes Pigment, ventral auch reichlich schwarzes Pigment, das kleine Züricher Albeli ist ein schlechter Schwimmer ohne eine Spur von gelbem Pigment und fast ohne schwarzes Pigment. Das kleine Züricher Albeli ist neben *wartmanni* die ausgesprochenste Frühgeburtsform und ein ausgesprochen pelagischer nordalpiner Coregone, *albula* hat nur wenige Frühgeburtscharaktere.

Ebenso gibt es eine ganze Anzahl von Mitteltypen, wie *steindachneri*, *sulzeri*, der »Lavaret« des lac du Bourget und das »große Züricher Albeli«, die noch eingehenderer Berücksichtigung ihrer Biologie bedürftig sind, und deren gemischte Charaktere wir heute noch nicht befriedigend zu erklären vermögen.

Nicht alle Coregonenarten, welche bei ihrer Einwanderung aus dem Norden in das nordalpine Seengebiet vorgedrungen sind, haben jedoch pelagische Lebensweise und die Larvencharaktere der pelagischen Arten angenommen. Eine Anzahl laicht flach, ein Teil sogar im fließenden Wasser; andere laichen wieder tiefer. Diese Gruppe ist dottersackschlank geblieben und nähert sich in den Proportionen von Dottersack- und Schwanzflossenhöhe dem Nordseeschnäpel mit Zahlen von 1:1,2 bis 1:1,3. Es gehören hierher Coregonen von den Juraseen im Westen bis zu den Seen des Traunflusses, dem östlichsten Vorkommensgebiet der nordalpiner Coregonen. Es zählen bis jetzt hierher die Bondelle des Neuenburger Sees, der Albock des Thuner Sees, der Gangfisch des Bodensees, und der Riedling des Traunsees.

Zwei dieser Arten lieben noch wie der Nordseeschnäpel den zeitweisen Aufenthalt im fließenden Wasser: der Thuner Albock in der Aar, der Gangfisch im Rheine, wo der letztere auch in größter Zahl laicht.

Endlich gibt es noch eine Anzahl von Coregonenarten in den nordalpinen Seen, welche inbezug auf den Dottersack einen mittleren Charakter tragen und zum Teil an die baltisch norddeutschen Binnenseemaránen erinnern, Formen mit mehr oder weniger reicher Pigmententwicklung und der Gewohnheit, an flacheren Stellen zu laichen: die Bodenrenken v. SIEBOLDTS (*Coreg. fera* Jur.), die Sand- und Silberfelchen und die Balchen der Schweiz, zu denen auch die Palée der Juraseen gehört.

Mit dem größeren oder kleineren Dottersack hängt auch die Lage des Larvenmundes zusammen. Die Mundspalte tritt bei den dottersackschweren Formen weit zurück, mehr oder weniger unter die Mitte der Pupille. Andererseits rückt sie bei den dottersackschlanken Formen bis zum Charakter der Endständigkeit an die Spitze des Kopfes. Diese larvale Mundstellung hat, wie der Blaufelchen zeigt, nichts mit der definitiven Mundlage zu tun. Schon beim Verschwinden des Dottersacks wird der Mund »endständig«, und zwar auch bei solchen Formen, die im erwachsenen Zustand eine deutlich unterständige Mundspalte besitzen.

Dottersacklarve und erwachsener Fisch können daher inbezug auf die definitive Gestaltung der Mundlage umgekehrte Richtungen einschlagen. Der Blaufelchen hat als Larve einen weit nach hinten gerückten unterständigen, erwachsen einen deutlich endständigen Mund, der Silberfelchen dagegen als Larve einen fast endständigen, erwachsen umgekehrt einen stark unterständigen Mund.

Dottersacköl.

Die öligen Bestandteile des Dottersacks entstammen, wie der Eiweißdotter der Larve dem Ei. Zuerst sind diese Ölmassen beim Eierstocksei in kleinen Blasen fast am ganzen Kugelmantel des Dotters verteilt, vakuolenartig das zarte periphere Rindenhäutchen der Dotterkugel aufblähend.

Sobald jedoch die Befruchtung und der Diffusionsstrom des äußeren Wassers zwischen Schale und Dotterkugel in wenigen Stunden vollzogen ist, haben sich alle Ölkugeln am animalen Pol zu einer gewölbten Scheibe konzentriert und tragen jetzt im Zentrum die Keimscheibe über sich, so, daß noch ein Kranz von Ölkugeln die Keimscheibe von der übrigen Dotterkugel trennt. Mit der Umwachsung der Dotterkugel durch die Keimscheibe folgen ihr auch

die Ölkugeln unter der Keimscheibe nach, und bilden wieder ähnlich wie beim Eierstocksei eine subperiphere Kugelmantelschicht, die jedoch nicht mehr gleichmäßig verteilt ist. Die einzelnen Vakuolen fließen mit der Ausbildung des Embryos zu großen Blasen zusammen, die sich zuletzt insbesondere zwischen Kopfende und Dotterloch zu großen Ölvakuolen konzentrieren. Zuletzt fließen alle Ölvakuolen meist zu einer einzigen Ansammlung zusammen, die am Dottersack der Larve stets dem Kopfe benachbart, aber ventralwärts gelegen ist, im Gegensatz zur ursprünglich dorsalen Lage im Ei.

Die Färbung des Dottersacköls ist die gleiche wie beim Ei, zu meist indifferent blaß, in einzelnen Fällen jedoch charakteristisch gelblich oder rötlich. So besitzen der Blaufelchen und *Coreg. albula* eine deutliche kupferrötliche Ölfärbung, in geringerer Intensität auch die Madümaräne und der Rheinanken, während Nord- und Ostseeschnäpel und die meisten anderen Coregonen farbloses Öl haben. Eine Mittelstellung nimmt z. B. der Gangfisch mit seiner hellgelblichen Färbung ein.

Gelbes Pigment¹.

Gelbes Pigment tritt ähnlich wie das schwarze Pigment in verästelten Chromatophoren in den oberflächlichen Cutislagen auf. Das gelbe Pigment erscheint bald äußerst feinkörnig, bald vakuolär; bald hellgelb, bald orangefarbig. Am deutlichsten ist sein histologischer Charakter in den großen reich verästelten Chromatophoren auf der von schwarzen Chromatophoren freien Seitenfläche der Schwanzflosse bei den stark gefärbten größeren Larven des Ostseeschnäpels und der großen Maräne zu erkennen.

Das gelbe Pigment zeigt bei den Coregonenlarven einen recht verschiedenen Charakter, und deshalb ebensowohl einen hohen diagnostischen Wert, als auch eine wichtige allgemeine Bedeutung.

Zum ersten Mal konnte ich das gelbe Pigment bei der kleinen Maräne (*Cor. albula*) feststellen, wo es am Rumpfrücken streckenweise einen scharf abgesetzten reingelben Saum bildet, indem bei *albula* die schwarzen Chromatophoren am Rücken streckenweise ganz fehlen. Dieser scharf abgegrenzte, histologisch schwierig in

¹ Das gelbe Pigment ist bei den meisten Konservierungsmethoden rasch vergänglich, ebensowohl bei Anwendung von Formol und Alkohol, als auch bei vorsichtiger Konservierung in FLEMMINGScher Lösung. Bei einfachem Eintrocknen unter dem Deckglas und bei Behandlung mit verdünnter Essigsäure und Glycerin hält sich die Farbe auf mehrere Tage. Die Anwendung der HOYERSchen Einschlußflüssigkeit erscheint dagegen als eine sehr wertvolle Methode empfohlen werden zu dürfen.

zellige Einzelbestandteile auflösbare Saum ist bei *albula* schon mit freiem Auge leicht zu erkennen, insbesondere infolge des rein hellgelben Farbtones.

Auch bei anderen Formen, welche am Rücken nur schwach gefärbte schwarze Chromatophoren tragen, wie bei dem »großen Züricher Albeli« ist der reingelbe Farbton leicht zu sehen. Auch am Kopfe erscheint der gelbe Rand bei den genannten Arten oft recht deutlich.

Ganz anders wird jedoch die Färbung bei Larven, welche reichliche und sattgefärbte schwarze Chromatophoren tragen. Hier geht der gelbe in einen unrein grünlichen olivenfarbigen Ton über. Solche Färbungen zeigen der Nordseeschnäpel und die große Maräne. Wo jedoch die gelben Chromatophoren die schwarzen stark überwiegen, und wo die ersteren auf die Lateralfäche übergehen, welcher schwarze Chromatophoren stets fehlen, da treten wiederum intensiv gelbe Farbtöne deutlich hervor. Ganz besonders ist dies beim Ostseeschnäpel und teilweise bei der baltischen Varietät der großen Maräne, bei der sogenannten Peipusmaräne, der Fall.

Das entgegengesetzte Extrem im Auftreten des gelben Pigmentes fand ich bei der »Bondelle« des Neuenburgersees, bei welcher das gelbe Pigment auf rudimentäre Spuren an der Schwanzregion reduziert erscheint, die für das unbewaffnete Auge völlig verschwinden und nur mit stärkeren Vergrößerungen in Einzelzellen nachweisbar erscheinen. An einzelnen Larven der Bondelle ließen sich nur noch ganz wenig gelbe Zellen, an einer Larve z. B. nur noch eine einzige Zelle an der Schwanzflosse feststellen.

Dazwischen stehen die bisher zu *Coreg. fera* Jur. gerechneten Formen der nordalpinen Seen, so die Palée des Neuenburgersees und der Silberfelchen des Bodensees, welche eine schwache gelbe Pigmentierung am Rumpfrücken, insbesondere in der Schwanzregion, aufweisen.

Inbezug auf die gelbe Pigmentierung der Coregonenlarven erscheint es sehr bemerkenswert, daß eine reiche Pigmentierung ausschließlich bei den Coregonenlarven der baltisch-norddeutschen Seenbewohner, sowie beim Ostsee- und Nordseeschnäpel vorkommt, und daß sie hier auch bei keiner erforschten Form fehlt, während dieselbe bei den nordalpinen Seenbewohnern mehr oder weniger reduziert, oder ganz verschwunden ist.

Jede Spur von gelbem Pigment scheint ebensowohl den Coregonen des Traunsees, wie den pelagischen Bewohnern der Schweizerseen zu fehlen. Ebenso fehlt das gelbe Pigment z. B. dem Thuner Albock.

Aus dem Gesagten geht deutlich hervor, daß die nordischen Coregonen die hauptsächlichsten Träger der gelben Pigmentierung sind, und daß die letztere mit dem Vordringen in das Gebiet der nordalpinen Seen allmählich verloren gegangen ist.

Der Besitz und die reichliche Entwicklung von gelbem Pigment darf daher als ein ursprünglicher Charakter der Coregonenvorfahren aufgefaßt werden, und es war bei dieser Annahme a priori wahrscheinlich, daß auch die skandinavischen Coregonen eine reichliche gelbe Pigmentierung ihrer Larven aufweisen werden.

Diese Schlußfolgerung ist mir neuestens durch Prof. OSC. NORDQUIST in Lund für die Larve eines Coregonen aus dem Wetterensee bestätigt worden. Herr Prof. NORDQUIST hat auf meine Bitte hin nicht nur an der lebenden Larve das gelbe Pigment bestätigen können, er konnte mir auch einige in HOYER'scher Flüssigkeit konservierte Larven übermitteln, welche reichlich entwickeltes gelbes Pigment schon für das unbewaffnete Auge erkennen ließen.

Der Verlust des gelben Pigments bei den meisten nordalpinen Coregonen wird zweifellos auf die in den klaren planktonarmen nordalpinen Seen herrschenden Existenzbedingungen zurückgeführt werden dürfen, und zwar ebensowohl auf die physikalischen als auf die biologischen Faktoren. Bei den pelagischen Coregonen, wie bei *Coreg. wartmanni* und beim kleinen Züricher Albeli, tritt neben dem völligen Verlust des gelben Pigmentes auch das schwarze Pigment mehr oder weniger zurück.

Die Pigmente sind unter den obwaltenden Existenzbedingungen in den nordalpinen Seen überflüssig und daher nach dem Gesetz der Sparsamkeit rückgebildet worden.

Umgekehrt gibt es bei den schwedischen Coregonen nach gefälliger brieflicher Mitteilung des Herrn Dr. SVEN EKMAN nirgends eine pelagische Lebensweise, weshalb bei den schwedischen Coregonen auch die gelbe Pigmentierung ihre ursprüngliche Bedeutung behalten haben muß.

Die geographisch verschiedene Entwicklung des gelben Pigments gibt uns daher gleichfalls einen Einblick in die Phylogenie der Coregonenarten und bestätigt die Abstammung der nordalpinen Arten von den nordischen, als den in jeder Beziehung ursprünglicheren Formen.

Schwarzes Pigment.

Im Gegensatz zum gelben Pigment fehlen die schwarzen Chromatophoren bei keiner einzigen Coregonenlarve vollständig; aber in bezug auf Verbreitung und Verteilung am Körper, in bezug auf die Größe der Farbstoffzellen, und in bezug auf die Masse der Farb-

stoffkörner und damit auf die Kraftwirkung der Farbe kommen ähnlich wie bei den gelben Chromatophoren sehr erhebliche und recht konstante Unterschiede innerhalb der einzelnen Coregonenarten vor.

Im Allgemeinen kann für die Larven aller Arten festgestellt werden, daß das schwarze Pigment auf der Ventralfläche stärker und ontogenetisch früher erscheint als am Rücken. Insbesondere ist die Strecke vom After bis zur Dottersackmitte immer mit schwarzen Chromatophoren besetzt, auch bei solchen Arten, bei welchen auf dem Kopf- und Rumpfrücken das schwarze Pigment bei der gerade ausschlüpfenden Larve kaum sichtbar erscheint (*Cor. albula*, kleines Züricher Albeli, Blaufelchen), oder aber nur sehr schwach entwickelt ist, wie beim Thuner Albock und beim Riedling.

Aber auch bei denjenigen Larven, welche am Rücken eine starke Entfaltung schwarzen Pigmentes zeigen, wie die nordischen Maränen (außer *albula*), der Gangfisch, der Rheinanken, der Silberfelchen und andere, ist die Entwicklung des ventralen schwarzen Pigmentes stets überwiegend über das dorsalgelegene, indem es ventral rechts und links in mehreren Zellenreihen übereinander auftritt, während dorsal nur je eine Reihe rechts und links vorzukommen pflegt und nur ausnahmsweise zwischen beiden Reihen eine unpaare mediane, stets streckenweise unterbrochene Reihe hinzutreten kann.

Dieses Überwiegen des schwarzen Pigmentes auf der Ventralfläche ist umso bemerkenswerter, weil man a priori das entgegengesetzte Verhalten erwarten sollte, nämlich, daß die dem Lichte zugekehrte Dorsalfläche kräftigere Pigmentierung entwickelt als die abgewendete Ventralfläche. Wir können hier kaum eine andere Erklärung finden, als daß der Verlust oder die Abschwächung der schwarzen Pigmentierung auf der Oberseite im Sinne einer Schutzfärbung im Interesse der jungen Larven gelegen war.

Das Überwiegen des schwarzen Pigments auf der Ventralseite ist aber auch deshalb bemerkenswert, weil bei dem gelben Pigment gerade die umgekehrte Verteilung konstatiert werden konnte. Gelbes Pigment tritt mit den Ausnahmen eines wenig intensiven Vorkommens auf der Ventralfläche beim Ostseeschnäpel und bei der Peipusmaräne ausschließlich dorsal auf.

Während also im Interesse einer Schutzfärbung das dorsale schwarze Pigment, insbesondere bei den pelagischen Formen der nordalpinen Seen, zur Rückbildung gelangte, hatte sich unsprünglich im gleichen Interesse bei den am Ufer der planktonreichen wenig tiefen Seen und Flüsse laichenden Coregonen gelbes Pigment entwickelt.

Der Nutzen einer gelblichen, beziehungsweise durch Mischung mit dem schwarzen Pigment grünlichen Färbung an der Oberseite ist für Fischlarven, welche sich im phytoplanktonreichen Wasser und an algenreichen Uferzonen aufzuhalten haben, wohl nicht zu bestreiten. Ebenso wird die Auffassung, daß die Rückbildung beider Pigmente für die im klaren planktonarmen Wasser laichenden Formen, von Vorteil gewesen sein wird, kaum ernstlichen Zweifeln begegnen.

Das Selektionsprinzip erfährt hierdurch eine bemerkenswerte Unterstützung.

Am Kopfe erscheint das schwarze Pigment bei der Junglarve nur zwischen den Augen und dorsal dahinter im Nacken. Erst bei älteren Larven tritt das schwarze Pigment auch an der Schnauze und auf den Kiemendeckeln hinzu.

Bei manchen Arten ist jedoch der Kopf fast pigmentlos, indem sich nur vereinzelt (1—3) Chromatophoren mit äußerst schwachem Pigment feststellen lassen, oder solches überhaupt unmöglich ist, wie beim kleinen Züricher Albeli.

Inbezug auf die Lichtempfindlichkeit scheint ein Unterschied insofern zu bestehen, daß an den lebenden Larven einzelne Chromatophoren bei gleicher Beleuchtung reich verästelt, andere mehr oder weniger zusammengezogen auftreten können. Am auffallendsten erschien in dieser Hinsicht die ältere (ca. einen Monat alte) Larve des kleinen Züricher Albeli. Während an seinem Rücken in reicher Verzweigung und auf einen weiten Raum ausgedehnte Chromatophoren auftraten, welche nur einen mattgrauen Farbton erzeugen konnten, lagen ventral zur gleichen Zeit und am gleichen Individuum kontrahierte tiefdunkle Farbstoffzellen. Ein ähnlicher Unterschied kommt aber auch von Art zu Art vor. Der Thuner Albock, der Traunsee-Riedling sind vorwiegend mit reich verästelten mattgefärbten Chromatophoren versehen, der Traunsee-Rheinanken dagegen trägt vorwiegend sattgefärbte wenig verästelte Chromatophoren.

Wir haben bei der Einzelbesprechung der Dottersackverhältnisse, des gelben, und des schwarzen Pigments wiederholt die schon in der Einleitung angedeuteten phylogenetisch geographischen Betrachtungen hervorzuheben Gelegenheit gehabt.

Darnach läßt sich wohl als gesicherte Annahme voraussetzen, daß die nordischen Vorfahren unserer nordalpinen Coregonen Larvenformen mit reichlichem gelben und schwarzen Pigment und mit mehr oder weniger schlankem Dottersack und gut entwickelter Schwanzflosse gehabt, und daß sie an flachen Stellen in der Nähe der Ufer gelaicht haben.

Auch heute scheinen diese Voraussetzungen für die Coregonen Skandinaviens und für die norddeutsch-baltischen Arten allgemein zuzutreffen.

Die Abkömmlinge der nordischen Vorfahren, welche heute die alpinen und subalpinen Seen von Savoyen bis Österreich, vom Rhonebis zum Traungebiet bewohnen, haben das gelbe Pigment zum größten Teil ganz verloren, das schwarze Pigment ist dagegen allen Larven geblieben, zum Teil in ebenso kräftiger Entwicklung wie bei nordischen Coregonen, zum größeren Teil hat es sich jedoch ebenfalls rückgebildet, insbesondere bei den pelagisch lebenden Coregonen.

Inbezug auf den Dottersack ihrer Larven teilen sich die nordalpinen Coregonen in zwei extreme Gruppen.

Die einen haben schlanke Larvenformen, die wiederum entweder an flacheren Stellen laichen und alsdann kräftig schwarz pigmentiert erscheinen (Gangfisch), oder aber tiefere Laichorte haben und dementsprechende schwache Pigmentierung zeigen (Thuner Albock, Bondelle, Riedling).

Das andere Extrem wird durch die ausgesprochen pelagisch lebenden Arten gebildet, deren Larven ausgesprochene Frühgeburten darstellen mit schwerem großen Dottersack, niederer Schwanzflosse und fast fehlender Pigmentierung (Blaufelchen, kleiner Züricher Albeli).

Zwischen diesen Extremen der nordalpinen Coregonen stehen zahlreiche Vermittler (Rheinanken, Sandfelchen, Palée, Sulzeri u. a.).

Unsere bisherigen Resultate genügen weder zur Aufstellung einer Hypothese über die verwandtschaftlichen Beziehungen der nordalpinen Coregonen unter sich oder mit den nordischen Formen, noch zu einer vollständigen Erklärung der morphologisch-biologischen Wechselbeziehungen.

Einige Hauptrelationen scheinen aus dem Mitgeteilten zu deutlichem Ausdruck gekommen zu sein.

Das Gegebene muß als ein erster Versuch, die Charaktere der Larven der Gattung *Coregonus* für die Biologie und systematische Gruppierung dienstbar zu machen, aufgefaßt werden.

Die Systematik der erwachsenen Formen liegt noch zu sehr im Dunkel, als daß schon jetzt eine Aufklärung durch die Charaktere der Larvenformen möglich wäre. Ich zweifle jedoch nicht, daß diese letzteren einmal einen Beitrag zur Aufhellung und Auflösung des jetzigen systematischen Wirrwars zu leisten im Stande sein werden.

Zum Schlusse möchte ich noch allen Dank sagen, welche mich direkt oder indirekt mit Material versorgt haben. Es war dies oft

keine leichte Arbeit, und zum Teil mußte ich selbst an Ort und Stelle untersuchen.

Zu Dank bin ich verpflichtet:

Herrn Professor DR. HEUSCHER Zürich, Herrn Generalsekretär DR. FISCHER Berlin, Herrn Fischereikonsulent DR. SURBECK in München, Herrn DR. SELIGO in Danzig, Herrn Direktor COTTAS in Wittingau, Herrn Professor DR. NORDQUIST in Lund, Herrn DR. SVEN EKMAN Upsala, Monsieur J. CRETTEZ in Thonon, Monsieur JEANJAQUET Neuchâtel, Monsieur JACQUES Neuchâtel, Herrn JOSEF STURM in Altmünster am Traunsee, Herrn FRANZ ERRICHER in Zell am Attersee, Herrn G. SIEBER in Leissigen am Thunersee und Herrn JÖL in Schmerikon am Zürichersee.

Für die Konservierung von Coregonenlarven muß zunächst darauf geachtet werden, daß diese nicht älter als 1—2 Tage sind, weil der Dottersack sich z. T. rasch verändert.

Am besten erhält sich die Form der Dottersacklarven, wenn dieselben in verdünnte FLEMMING'sche Lösung bis zum völligen Absterben verbracht werden, dann die letztere etwa zweimal mit Wasser abgespült und darauf die Larven in 2 % Formol aufbewahrt werden. Die Larve erhält hierdurch eine ganz leichte hellbräunlichgelbe Färbung, die insbesondere die Umrisse der zarten Flossensäume deutlicher macht. Das zu lange Verweilen in FLEMMING'scher Verdünnungsflüssigkeit, oder die zu konzentrierte Anwendung erzeugt zu starke unangenehme Bräunung.

Am besten ist Verdünnung auf etwa $\frac{1}{10}$, und Anwendung etwa 1 Minute lang.

Unmittelbare Formolkonservierung ohne Abtöten in FLEMMING'scher Verdünnungslösung hat meist unregelmäßige Verkrümmungen der zarten Larve und späteres Aufquellen und Verunstaltungen der ursprünglichen Dottersackformen zur Folge.

Eine zweite Probe sollte in HOYERS Einschlußflüssigkeit konserviert werden, wodurch die gelbe Pigmentierung erkennbar bleibt. Ich verdanke die Kenntnis dieser Methode Herrn Prof. DR. NORDQUIST in Lund.

Vortrag des Herrn HAECKER (Stuttgart):

Über Axolotlkreuzungen.

II. Mitteilung (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus).

(Mit 2 Figuren im Text.)

Seit einer Reihe von Jahren bin ich auf der Ausschau nach solchen zoologischen Objekten begriffen, welche sich für experimen-

telle Kreuzungs- und Vererbungsstudien eignen und gleichzeitig auch der Keimzellenforschung endgiltige Erfolge versprechen. Ich bin nämlich mit BOVERI¹ und andern der Ansicht, daß es nur auf diesem Wege, durch Auffindung solcher Objekte möglich sein wird, beide Gebiete dauernd miteinander zu vereinigen und die Vererbungscytologie von dem schwankenden Boden der Hypothese², auf dem sie sich bisher vielfach bewegt hat, auf festen Grund überzuführen.

Die Anforderungen, welche an solche Objekte gestellt werden müssen, sind sehr vielseitige: auf der einen Seite rasche Vermehrung, weitgehende Zuchtfähigkeit, Neigung zur Bildung von Rassen oder naheverwandten Arten, auf der anderen Seite ein unversiegbares, jederzeit erhältliches, zellgeschichtliches Material, ein bequemer Zugang zu den Reifungsteilungen und zu ihren Vorstadien, wenige und große Chromosomen, und endlich die Möglichkeit einer experimentellen Beeinflussung der Keimzellen.

Es sind mir zwei Objekte bekannt, welche wenigstens dem größten Teil dieser Anforderungen genügen dürften: Die Süßwassercopepoden mit ihren zahlreichen naheverwandten Arten und Lokalformen und die Urodelen, insbesondere das *Amblystoma tigrinum*, mit seinen Färbungsvarietäten. Über unsere Versuche, mit den Copepoden vorwärts zu kommen, werde ich mir erlauben, später zu berichten. Hier möchte ich Ihnen einige Ergebnisse meiner Axolotl-Kreuzungen vorführen. Mein Objekt ist der mexikanische Axolotl, *Amblystoma tigrinum* (Green) im Siredon-Zustand. Es ist nach dem BOULENGERSCHEN Katalog des britischen Museums (1882) dasselbe Tier, welches im verwandelten Zustand auch als *A. fasciatum*, *maculatum*, *mexicanum*, *mavortium*, *Weismanni*, im Larvenzustand als *Siredon pisciformis*, *dumerilii*, *humboldtii* bezeichnet wird. Von den Händlern und Aquariumliebhabern werden meist zwei Lokalformen unterschieden, der mexikanische Axolotl (*A. tigrinum*) und der nordamerikanische oder marmorierete (*A. mavortium*), welcher nördlich bis in die Gegend von New-York vorkommt³.

Die erstere ist im verwandelten Zustand mehr unregelmäßig gelbgesprenkelt, bei der letzteren ist die gelbe Farbe vielfach in Form von

¹ TH. BOVERI, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1905.

² Vgl. mein Referat in SPENGLER'S Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 1, Heft 1, 1907.

³ Vgl. R. L. DITMARS, The Batrachians of the Vicinity of New-York City. Am. Mus. Journ. V. 5. 1905.

Querbinden angeordnet¹. In nicht verwandeltem, aber geschlechtsreifem Zustand sind beide Formen melanistisch mit Untermischung von Gelb, bei der Larve von *A. mavortium* tritt, soweit ich sehe, ein drittes, chokoladebraunes Pigment stärker hervor. Biologisch sollen sich beide Lokalformen dadurch unterscheiden, daß bei dem nordamerikanischen Axolotl die Verwandlung leichter vor sich geht².

Als Varietäten sind von *A. tigrinum* bekannt eine albinotische und eine flavistische (gelbliche oder goldgelbe) und außerdem die später zu besprechenden Schwarz-Weiß-Schrecken. Die weißen Tiere sollen angeblich alle von einem Männchen abstammen, welches DUMÉRIL besaß (BADE).

Ehe ich auf meine Versuche eingehe, möchte ich für diejenigen von Ihnen, denen der Gegenstand etwas ferner liegt, ein paar kurze terminologische Bemerkungen vorausschicken. Den Inhalt der MENDELSchen Prävalenz- und Spaltungsregel und der Ergänzungshypothese von der Reinheit der Geschlechtszellen der Bastarde 1. Ordnung darf ich als bekannt voraussetzen. Ich will nur bemerken, daß sich in der Vererbungslehre der Sprachgebrauch eingebürgert hat, die reifen Ei- und Samenzellen als Gameten, den befruchteten Keim als Zygote zu bezeichnen. Die Gameten werden rein genannt, wenn der Charakter der aus ihnen hervorgehenden Tiere und ihrer Abkömmlinge darauf schließen läßt, daß sie nur einseitige Anlagen enthalten. *Homoxygot* werden solche Individuen genannt, welche aus der Kopulation zweier Keimzellen mit gleichen Anlagen hervorgehen, *heteroxygot* solche, welche von ungleichen Keimzellen abstammen. Bastarde erster Generation werden nach BATESON kurz als F_1 -, solche zweiter Generation als F_2 -Bastarde bezeichnet (*first, second filial generation*).

Meine Versuche sind seit 1904 im Gang und ich habe schon vor zwei Jahren³ kurz über die ersten Ergebnisse berichtet. Ich konnte zeigen, daß bei Kreuzung zweier schwarzer heterozygoter Individuen die Nachkommen zum Teil dunkel, zum Teil hell und zwar genau im MENDELSchen Verhältnis 3 : 1 sind und daß die aus Kreuzungen hervorgehenden hellen Individuen wenigstens zum Teil nicht mehr reine (nur am Kopfe graubestäubte) Albinos sind, sondern im Verlauf

¹ Abbildungen dieser letzteren Form finden sich bei DUMÉRIL, DITMARS, ZERNECKE (Leitfaden für Aqu.- u. Terrarienfrennde. 2. Aufl. Dresden 1904).

² Vgl. E. BADE, Das Süßwasseraquarium. 2. Aufl. Berlin 1898.

³ V. HÄCKER, Über MENDELSche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.

von etwa $1\frac{1}{2}$ Jahren auf der ganzen Oberseite eine sehr starke Pigmentierung annehmen.

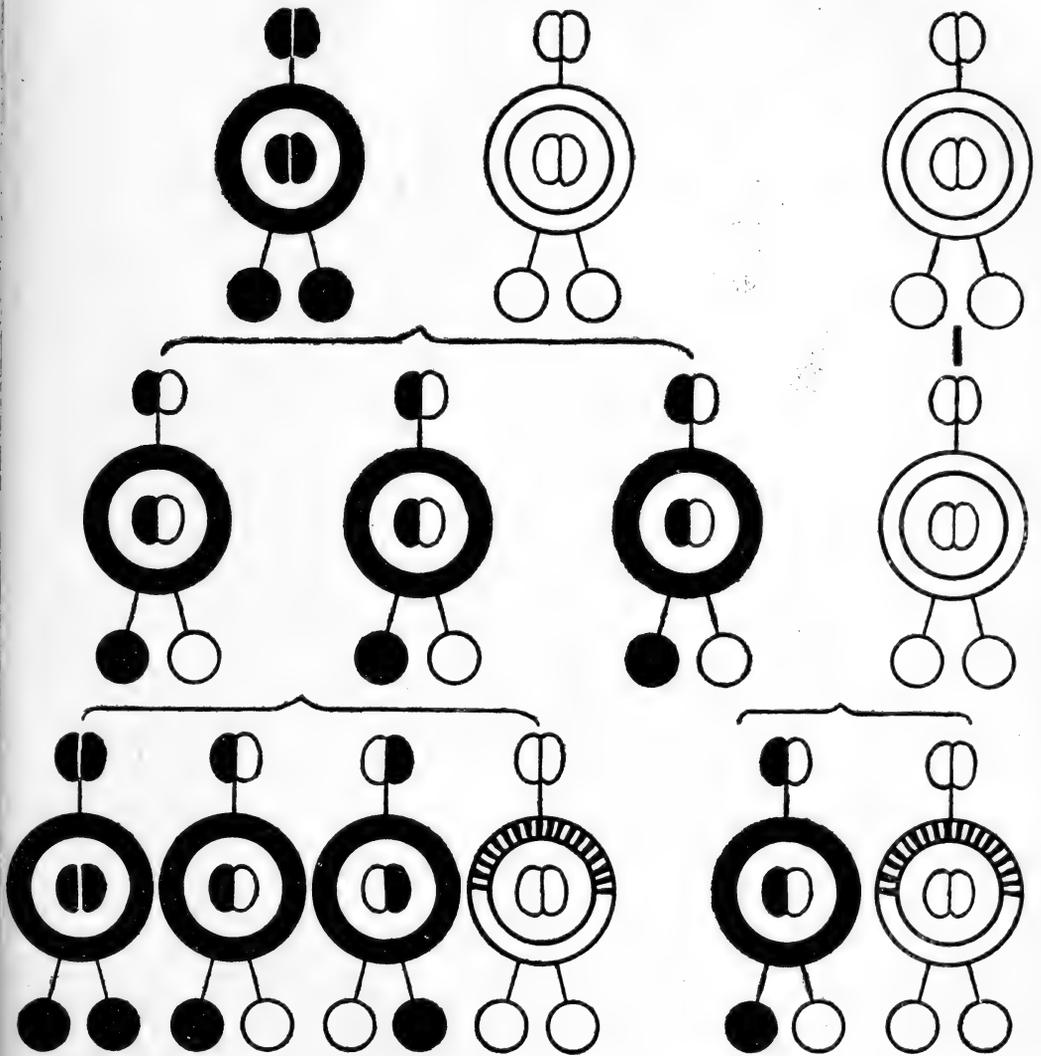


Fig. 1. Schema des Vererbungsverlaufes bei den Axolotl .

Zyg Zygoten, Gam Gameten, P Elterngeneration, F_1 erste, F_2 zweite Bastardgeneration. Die großen Kreise P, F_1 , F_2 geben den Charakter der aus den Zygoten hervorgehenden Individuen an, und zwar werden durch den großen äußeren Ring die Färbung (Schwarz-, Weiß-, Scheckfärbung), durch die kleineren inneren Doppelringe die in den Individuen enthaltenen Anlagen gekennzeichnet. Die linke Hälfte der Figur gibt den Vererbungsverlauf bei Kreuzung zweier F_1 -Bastarde, die rechte Hälfte bei Rückkreuzung eines F_1 -Bastardes mit der rezessiven Stammform wieder.

Eine genauere Analyse dieser Befunde war damals nicht möglich, da die Reinheit der Stammformen unsicher war¹.

Zahlreiche Kreuzungen, welche ich im Laufe der folgenden Jahre ausführte, sowie Parallelversuche, welche von Herrn Medizinalrat Dr. KREUSER in Winnental vorgenommen wurden, führten zu folgenden Ergebnissen:

Tiere aus rein schwarzer Zucht erzeugen, mit ebensolchen weißen Tieren gepaart, durchweg schwarze Bastarde F₁-Bastarde. Schwarzfärbung (bezw. Melanismus) dominiert also vollkommen über Albinismus (vgl. Fig. 1, links oben).

Ferner: Schwarze Heterozygoten, unter einander gepaart, erzeugen schwarze und weiße Junge im MENDELSchen Verhältnis. (Fig. 1, links unten). Das Zahlenverhältnis ist in einzelnen Fällen überraschend genau. So erhielt ich bei einer Kreuzung zweier schwarzer Heterozygoten (Kultur III) fünfmal Laich mit folgendem Ergebnis:

| Kultur | Datum der Laichablage | Unentwickelte und konservierte Eier | Unbestimmte Larven ² | Schwarze Larven | Weiße Larven |
|--------|-----------------------|-------------------------------------|---------------------------------|-----------------|--------------|
| III. 1 | 27. III. 06 | 63 + 0 | — | 104 | 33 |
| III. 2 | 13/14. V. 06 | 16 + 5 | 1 | 28 | 9 |
| III. 3 | 19. XII. 06 | 31 + 10 | 41 | 150 | 49 |
| III. 4 | 14/15. III. 07 | 5 + 0 | — | 157 | 51 |
| III. 5 | 17/18. V. 07 | 30 + 0 | — | 134 | 49 |
| | | | | 573 | 191 |

¹ Ich hatte u. a. ein nach Angabe des Händlers (STÜVE in Hamburg) aus reinweißer Zucht stammendes Weibchen mit einem schwarzen Männchen gekreuzt, welches nach einer Mitteilung des Händlers ebenfalls von einer Reinzucht herrührte (Kreuzung I). Die Jungen waren etwa zur Hälfte schwarz, zur Hälfte weiß. Die weißen nahmen zum Teil die erwähnte oberseitige Pigmentierung an. Da die schwarzen Jungen, untereinander gekreuzt (Kreuzung II), teils schwarze, teils helle Nachkommen im MENDELSchen Verhältnis lieferten, so schien mir die Annahme am nächsten zu liegen, daß die beiden Stammeltern tatsächlich aus reiner (weißer bzw. schwarzer) Zucht stammen, daß aber in der ersten Bastardgeneration eine unvollständige Prävalenz des dominierenden (schwarzen) Charakters vorliege, so daß bei einer Anzahl von Individuen das rezessive Merkmal (weiß) mehr oder weniger zum Durchbruch kommt. Kontrollkreuzungen konnten mit den Stammeltern selber leider nicht vorgenommen werden, da diese sehr bald eingingen. Dagegen ließen andere Kreuzungen, die mit Tieren aus der schwarzen STÜVESchen Zucht vorgenommen wurden, mit Sicherheit erkennen, daß das bei der Kreuzung I verwandte schwarze Männchen nicht homozygot, sondern heterozygot war. Die Kreuzung I vollzog sich also nicht nach dem Schema $D \times R$, sondern nach $D(R) \times R$.

² Bei einem gesunden, rasch und gleichmäßig sich entwickelnden Laich lassen

In diesem Fall sind also zufälliger Weise genau dreimal so viel schwarze als weiße Larven ausgeschlüpft. Ähnliche Resultate erhielt ich bei zwei anderen Kreuzungen, welche je zwischen zwei schwarzen Heterozygoten aus der Winnentaler Zucht vorgenommen wurden:

| Kultur | Erhaltene Zahlen | | Erwartete Zahlen | |
|--------|------------------|------|------------------|-------|
| | schwarz | weiß | schwarz | weiß |
| IX | 428 | 130 | 418,5 | 139,5 |
| X | 244 | 88 | 249 | 83 |

In einem Fall (Kultur IX) ist die Zahl der wirklich erhaltenen weißen Larven etwas zu klein, im anderen (Kultur X) etwas zu groß. Zählt man die Resultate beider Zuchten zusammen, so erhält man wieder ein sehr genaues MENDELSches Verhältnis, nämlich 672 : 218 statt 667,5 : 222,5.

Bis hierher liegen keine außergewöhnlichen Verhältnisse vor, dagegen ist das Verhalten der weißen F_2 -Bastarde von Interesse.

Herrn Medizinalrat KREUSER gelang es zunächst, eine größere Zahl weißer F_2 -Bastarde bis zum geschlechtsreifen Zustand aufzuziehen. Sämtliche Tiere dieser Art (im Ganzen 8) sind nicht etwa rein weiß mit schwacher grauer Bestäubung auf dem Kopfe, wie die gewöhnlichen Albinos, sondern auf dem ganzen Kopf und Rücken mehr oder weniger stark grau gefärbt. Das hellste Individuum ist nur am Kopf und an der Rückenflosse grau bestäubt. Die Augen aller dieser Tiere sind rot. Es ergibt sich also, daß die weißen F_2 -Bastarde, welche nach dem MENDELSchen Spaltungsgesetz ebenso gefärbt sein müßten, wie die weiße Stammform, eine ganz erheblich stärkere Pigmentierung und demnach ein entschiedenes Hinneigen zur schwarzen Stammform zeigen¹.

Im Wesentlichen das nämliche Resultat erhielt ich selbst, als ich ein heterozygoten schwarzes Männchen mit einem Albino-Weib-

die Larven schon beim Ausschlüpfen oder noch vorher ihren schwarzen oder weißen Charakter mit vollkommener Bestimmtheit erkennen. Wenn dagegen der Laich nicht gleichmäßig lebenskräftig ist, was sich in der Regel in der großen Zahl unbefruchteter und abgestorbener Eier zu erkennen gibt, und wenn im Zusammenhang damit die Entwicklung eine ungleich rasche ist, so pflegen neben normalen Individuen auch kleine, verkümmerte Larven von unbestimmbarem Charakter auszuschlüpfen.

¹ Auch bei den Aquarienhändlern ist es bekannt, daß »Bastarde«, d. h. überhaupt Abkömmlinge aus unreinen Zuchten, entweder schwarz oder mischfarbig sind.

chen kreuzte¹. Ich erhielt im Ganzen achtmal Laich und Larven. Letztere waren zum Teil schwarz, zum Teil weiß. Das genaue Zahlenverhältnis habe ich nicht ermittelt, da ich damals noch nicht beachtet hatte, daß man bei einem gesunden, vollentwickelten Laich die dunkeln und hellen Larven schon unmittelbar nach dem Ausschlüpfen mit Sicherheit unterscheiden kann. Aus meinen Notizen entnehme ich aber, daß das Zahlenverhältnis nicht sehr weit von der Proportion 1 : 1 gelegen sein kann.

Von den hellen Larven wurden einzelne ganz weiß mit schwacher Bestäubung am Kopf, wie die Albinos aus der weißen Zucht. An-

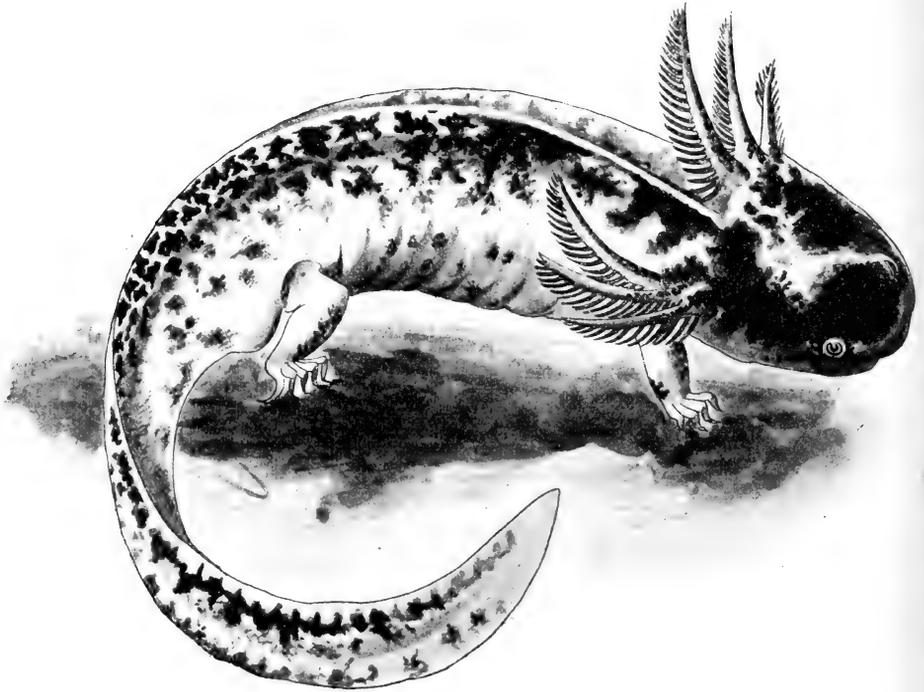


Fig. 2. »Metameren Schreck«, ♂, während der Brunstzeit. Vater: schwarzer heterozygoter Bastard, Mutter: Albino.

¹ Es handelt sich hier zunächst um die früher beschriebene Kreuzung I. Daß das schwarze Männchen nicht homozygot, sondern heterozygot ist, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß andere schwarze Tiere aus der STÜVESCHEN Zucht sich bei Kreuzungen ebenfalls als Heterozygoten verhielten (s. oben S. 198, Anm. 1); ferner daraus, daß sich bei wirklichen $D \times R$ -Kreuzungen Schwarz stets als rein dominierend erwies, und endlich daraus, daß das gleich zu beschreibende gescheckte Individuum sich bei Kreuzungen mit Albinos nicht als heterozygot, sondern als homozygot im MENDEL-BATESONschen Sinne erwies. Letztere Tatsache ist, wie leicht ersichtlich, mit der Annahme unvereinbar, daß die Kreuzung I eine $D \times R$ -Kreuzung war.

dere dagegen, speziell ein geschlechtsreif gewordenes Männchen färbten sich, wie die KREUSERSchen Individuen, mehr und mehr um. Im Laufe von etwa $1\frac{1}{2}$ Jahren nahm besonders die Oberseite des Kopfes und der ganze Rücken eine starke dunkle Pigmentierung an und zwar handelt es sich nicht, wie bei den KREUSERSchen Tieren, um eine mehr oder weniger gleichmäßige graue Bestäubung der Oberseite, vielmehr tritt die Pigmentierung namentlich während der Brunstzeiten in Form von deutlich abgegrenzten, annähernd metamer angeordneten, schwarzen oder dunkelschwarzbraunen Flecken hervor. (Fig. 2.) Es erinnert also die Zeichnung an die von Allen¹ beschriebenen partiell albinotischen Mäuse, bei welchen die Pigmentierung deutlich in fünf zu beiden Seiten der Rückenlinie gelegenen Paaren von Zentren angeordnet ist, also eine Art von metamerer Verteilung zeigt.

Dieser Metamer-Scheck ♂² wurde zunächst mit einem schwarzen heterozygoten Weibchen gekreuzt (Kultur IV), wobei dreimal Laich erzielt wurde:

| Kultur | Datum der Laichablage | Unentwickelte und konservierte Eier | Unbestimmte Larven | Schwarze Larven | Weiße Larven |
|--------|-----------------------|-------------------------------------|--------------------|-----------------|--------------|
| IV. 1 | 10/11. I. 07 | 252 | — | 68 | 50 |
| IV. 2 | 12/13. III. 07 | 7 | 2 | 79 | 84 |
| IV. 3 | 19/20. V. 07 | 10 | 1 | 67 | 58 |
| | | | | 214 | 192 |

Das Zahlenverhältnis steht also der Proportion 1 : 1 sehr nahe und zeigt, daß der Metameren-Scheck sich bei einer Kreuzung mit einem heterozygoten schwarzen Tiere (DR) wie ein recessives Tier (RR) verhält.

Ganz genau das gleiche Resultat erhielt ich, als ich späterhin das Scheck-Männchen hintereinander mit zwei weißen Weibchen aus der Tübinger rein weißen Zucht kreuzte, welche ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Kollegen BLOCHMANN verdanke, (Kultur VII und VIIa). Auch hier fielen beide Male ausschließlich weiße Larven, ein Beweis, daß der Metameren-Scheck sich wie ein rezessives Tier verhält.

¹ ALLEN, G. M., The heredity of coat colour in mice. Proc. Am. Ac. V. 40. 1904.

² Als Metamer-Schecken möchte ich Tiere mit metamer angeordneter Pigmentierung, als Mosaik-Schecken solche mit mehr unregelmäßigen Farbenflecken verstehen. Zwischen beiden Formen scheinen aber Übergänge zu bestehen.

Die hellen Nachkommen, welche der Metamer-Scheck mit dem schwarzen heterozygoten Weibchen erzeugte, ließen von Anfang an sehr erhebliche Abstufungen bezüglich der Pigmentierung der Oberseite erkennen, und ich hoffe, daß es gelingt, diese Tiere aufzuziehen und zu weiteren Kreuzungen insbesondere zu Selektionsversuchen zu verwenden. Vorderhand steht jedenfalls fest, daß bei Kreuzungen zwischen schwarzen Axolotln mit Albinos diejenigen Individuen, welche der Erwartung nach rein rezessiv sein müßten, fast regelmäßig Mischfärbungen aufweisen, daß sie sich aber trotzdem bei der Fortpflanzung wie rezessive Individuen verhalten können.

Erscheinungen ähnlicher Art sind auch sonst bekannt geworden. So zeigen meine Befunde manche Anklänge an die Mäuse von DARBISHIRE, CUÉNOT, ALLEN u. a., die Ratten von McCURDY und CASTLE, die Hühner BATESONS und DAVENPORTS und an verschiedene botanische Objekte, doch ist, soviel ich sehe, bisher noch kein Fall bekannt geworden, in welchem die MENDELSchen Zahlen strenge Gültigkeit haben und trotzdem die rezessiven Kreuzungsprodukte schon bei ihrem ersten Wiederauftreten in der zweiten Bastardgeneration in dieser beinahe regelmäßigen Weise einen unreinen Charakter aufweisen.

Wie bekannt, hat man zur Erklärung ähnlicher Vorkommnisse eine Unreinheit der Gameten angenommen und zwar wird von einer solchen in dreifachem Sinne gesprochen. H. de VRIES¹ und CASTLE² nehmen an, daß die beiden bei der Kreuzung vereinigten Anlagen sich gegenseitig beeinflussen können, ehe sie bei der Keimzellenbildung der F_1 -Bastarde wieder auseinander gehen (Tauschhypothese, Permutationshypothese). Die Trennung der Anlagen ist, wie CASTLE sagt, nicht so vollständig, wie wenn man zwei auf einandergelegte Glasplatten voneinander nimmt, sondern wie wenn man zwei verschieden gefärbte, zusammengeschmolzene Wachsschichten trennt. Nach einer zweiten von MORGAN³, FICK⁴ u. a. vertretenen Hypothese (Alternationshypothese) würde bei der Keimzellenbildung der F_1 -Bastarde überhaupt keine Spaltung der beiden Anlagen im Sinne MENDELS stattfinden, vielmehr würden sämtliche

¹ DE VRIES, H., Befruchtung und Bastardierung. Leipzig 1903.

² CASTLE, W. E., Recent discoveries in heredity and their bearing on animal breeding. Pop. Sci. Monthly. 1905.

³ MORGAN, T. H., The assumed purity of the germ cells in Mendelian results. Science. N. S. V. 22. 1905.

⁴ FICK, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. f. Anat. u. Entw. 16. Bd. 1907.

Keimzellen beide Anlagen, jedoch mit wechselnder Dominanz, in sich einschließen. Die vielfache Ähnlichkeit und Übereinstimmung, welche die Vererbung des Geschlechtes mit der MENDELSchen Vererbungsweise zeigt, würde dann, soviel ich sehe, nicht darauf beruhen, daß auch hinsichtlich des Geschlechtes eine MENDELSche Anlagen-Spaltung auftritt; vielmehr würde die eigentliche Analogie, das *tertium comparationis*, in der wechselnden Dominanz bestehen, wie sie ja bei so vielen höheren diözischen Organismen in der Geschlechtsumkehr, im gelegentlichen Hermaphroditismus und in anderen Erscheinungen hervortritt. In etwas allgemeinerer Form führt eine dritte zuerst wohl von TSKHERMAK¹ aufgestellte Hypothese die Unreinheit der Kreuzungsprodukte darauf zurück, daß die scheinbar rein rezessiven Individuen das dominierende Merkmal in »kryptotomerem«, »latentem« Zustand mit sich führen² und daß diese latenten Anlagen durch die Kreuzung zum Teil wieder geweckt werden können.

Welche dieser Hypothesen am meisten Erklärungskraft besitzt, läßt sich mit unseren jetzigen Kenntnissen nicht sagen. Vermutlich sind alle drei Betrachtungsweisen zu eng formuliert und noch zu sehr auf bestimmte Gruppen von Erscheinungen und zum Teil auf bestimmte zellengeschichtliche Vorstellungen zugeschnitten. Speziell durch die Beobachtungen an den Axolotln wird man zunächst wenigstens zu der Auffassung geführt, daß der Albinismus eine Entwicklungshemmung ist und daß die Potenz zur Pigmententfaltung in allen albinotischen Keimen steckt, also auch in denjenigen, die homozygoten Charakters sind³.

Auch sonst weisen gerade die Befunde bei den Axolotln, wie zahlreiche andere Tatsachen, mit Nachdruck darauf hin, daß auf dem Gebiet der Vererbungslehre unsere Thesen und Kategorien sich vorläufig nur mit gewissen Gruppen von Fällen decken. Ich möchte nur auf zwei Punkte hinweisen.

Bekanntlich gehört der Albinismus zu denjenigen erblichen Aberrationen, welche eine sehr weite oder nahezu allgemeine Verbreitung

¹ TSCHERMAK, E., Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beihefte zum bot. Zentralbl. Bd. 16. 1903.

² »Man darf wohl überhaupt Defektrassen — speziell pigmentlose, albinotische Formen — als der Kryptomerie verdächtig bezeichnen« (E. TSCHERMAK, Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung. Résult. Congrès Intern. Bot. 1905).

³ Insbesondere wird diese Annahme durch die Tatsache gestützt, daß auch die reinen Albinos im Larvenzustand eine partielle Pigmentierung zeigen und auch noch im erwachsenen Zustand am Kopfe grau bestäubt sind.

besitzen¹ und demnach in »Universalzuständen« der lebenden Substanz begründet sein müssen, welche mehr oder weniger unabhängig von den spezifischen Strukturen sind. Aus diesem Grund und weil der Albinismus durch Wegfall (Defekt) eines Merkmals zustande kommt, würde er nach der DE VRIESSchen Einteilung den retrogressiven Varietäten einzureihen sein². Es handelt sich hierbei nach DE VRIES um sprungweise Abänderungen eines oder einiger weniger Merkmale³, also um Partialmutationen, wie man vielleicht im Gegensatz zu den (»progressiven«) Mutationen des ganzen Habitus, den Totalmutationen vom Önothera-Typus, sagen könnte⁴. Eine Beziehung zu den DARWINSchen fluktuierenden Individualvariationen wäre dabei zunächst nicht anzunehmen.

Nun zeigen aber die Befunde an Mäusen (ALLEN) und Ratten (MC CURDY und CASTLE), es zeigen die proteusartige Mannigfaltigkeit, welche der Albinismus mit seinen Abstufungen in der Vogelwelt aufweist, und insbesondere auch die Befunde bei den Axolotln, daß zwischen Albinismus und Pigmentierung alle möglichen Übergänge bestehen können. Ähnlich wie bei den Ratten von MC CURDY und CASTLE⁵ der partielle Albinismus durch Übergänge zur gleichfarbigen Pigmentierung führen kann, so sehen wir umgekehrt bei den Axolotln, daß der partielle Albinismus durch alle Zwischenstufen mit dem vollständigen Albinismus verbunden ist. Der Albinismus zeigt also in diesen Fällen eher einen fluktuierenden, als einen mutativen Charakter, was bei der Auffassung, daß er im Wesentlichen eine Entwicklungshemmung darstellt, nicht zu verwundern ist⁶.

¹ Unter den 136 Vogelarten, welche in Württemberg als regelmäßig und häufig vorkommende Brutvögel und Wintergäste bezeichnet werden können, ist bis jetzt bei 75 Arten oder 55 % Weißfärbung (echter Albinismus mit roten Augen, Leukismus mit pigmentiertem Auge; Weißfärbung mit ganz schwach durchschimmernder Zeichnung), bei 66 Arten, d. h. 41 % Weißbunttheit (partieller Albinismus), bei 40 Arten oder 29 % Bläßfärbung (Flavismus, Isabellismus, Semmel- oder Rahmfarbigkeit) festgestellt worden. Vgl. V. HÄCKER, Über die lebende Substanz. Jahresh. Ver. Vat. Naturk. 1908.

² DE VRIES, H., Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin 1906. S. 74.

³ DE VRIES, H., l. c. S. 86.

⁴ HÄCKER, V., l. c. S. 362. L. PLATE (Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl. Leipzig 1908) hat für diese Abänderungen die Bezeichnung Sprungblastovariationen vorgeschlagen.

⁵ MC CURDY, H., und CASTLE, W. E., Selection and cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigments and coat-patterns in rats and guinea-pigs. Contrib. Mus. Harv. No. 188. 1907. p. 8 ff.

⁶ Damit steht wohl auch im Zusammenhang, daß speziell bei den Vögeln

Die Axolotl zeigen ferner, daß wenigstens zwei Hauptformen des partiellen Albinismus, die Blaßfärbung und die metamere Scheckzeichnung, miteinander eng verbunden sind und im Hinblick auf die Ergebnisse bei den Nagern wird man erwarten dürfen, daß auch die unregelmäßige Mosaikfärbung in keinem strengen Gegensatz zu den beiden anderen Typen steht¹. Es werden weitere, bereits eingeleitete Versuche zu zeigen haben, inwieweit bei den Axolotln diese einzelnen Stufen des partiellen Albinismus erblich fixiert werden und den Charakter von selbständig vererbbaaren Merkmalen gewinnen können. Alles in Allem geht aber vielleicht aus dem, was ich über die Axolotl mitteilen konnte, hervor, daß es auch heute noch möglich ist, aus MENDEL-Versuchen einfachster Art einige brauchbare Ergebnisse zu gewinnen und das reiche, in der kurzen Spanne von acht Jahren beigeschaffte, vererbungsgeschichtliche Tatsachenmaterial in diesem oder jenem Punkte zu ergänzen.

Vortrag des Herrn NÜSSLIN (Karlsruhe):

Zur Biologie der *Chermes piceae* Ratz.

(Mit 4 Figuren im Text.)

Zur Einleitung für die nachfolgende Darstellung möchte ich zunächst die Hauptresultate meiner früheren Forschungen² über *Chermes piceae* Ratz. hervorheben.

1. Eines meiner Resultate war die Auffindung der sexuellen Generation gewesen. Zum erstenmal fand ich dieselbe 1898. Bekanntlich war etwa ein Jahrzehnt zuvor (1887) zum ersten Male eine Geschlechtsgeneration bei der Gattung *Chermes*, und zwar durch

gewisse Zustände des partiellen Albinismus (Weißköpfigkeit, Weißschwänzigkeit, weißer Halsring) als Arterkennungs- und Schmuckabzeichen fixiert und weitergebildet worden sind.

¹ Über das Verhältnis des Leukismus zum Albinismus vgl. L. ADAMETZ, Die biologische und züchterische Bedeutung der Haustierfärbung. Jahrb. landwirtsch. Pflanzen- und Tierzucht. II. Jahrg. 1905, sowie: ALLEN, G. M., The heredity of coat colour in mice. Proc. Am. Ac. V. 40. 1904. Als eine weitere (5.) Form des partiellen Albinismus würde der Schizochroismus vieler Vögel zu betrachten sein (Beibehaltung der Lipochrome und Unterdrückung der Melanine oder umgekehrt). Vgl. V. HÄCKER, l. c. S. 364.

² Veröffentlicht in den Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins zu Karlsruhe. XVI. Bd. 1903. »Zur Biologie der Gattung *Chermes* Htg.« und in der Naturwissensch. Zeitschrift f. Land- u. Forstwirtschaft. Heft 1 und 2. Jahrgang 1903.

BLOCHMANN¹ bei *Ch. abietis* L. entdeckt worden. Bald darauf waren durch DREYFUS und CHOLODKOWKY auch die Sexualgenerationen von *Ch. strobilobius* Ratz., *pectinatae*² Chldk., *sibiricus* Chldk., und *pini* L. gefunden worden. Heute fehlt allein noch deren sicherer Nachweis für *Ch. strobi* Htg.

2. Meine Untersuchungen hatten jedoch bezüglich der aufgefundenen Sexuales für *Ch. piceae* Ratz. deren Unfruchtbarkeit ergeben. Niemals war es mir gelungen, eine Begattung oder Eiablage zu entdecken. Die sexuelle Generation ist bei *Ch. piceae* Ratz. impotent, die Sexualität ein biologisches Rudiment geworden.

Da kein befruchtetes Ei zustande kommt, so fallen auch, wenigstens an den bisherigen Beobachtungsorten in Mitteleuropa, die Generationen der Fundatrix³, der Gallengeflügelten und der echten Emigrans aus. Ich habe 1903 die Impotenz der Sexuales aus der konstitutionellen Veränderung, die die Exulans- und Sexupara-Generationen auf der Zwischenkonifere (Tanne) gefunden haben, zu erklären versucht.

»Unter normalen Verhältnissen werden die Sexuparen von Emigrantes geboren, das heißt von direkten Nachkommen der frisch von der Fichte zur Tanne herübergekommenen Migrant^{es} alatae. Bei *Ch. piceae* aber entstehen die Sexuparen von Exules, welche Generationen hindurch auf der Tanne gelebt und konstitutionell mehr und mehr verändert worden sind. Darf es uns da wundern, wenn auch die Sexuparen nicht mehr die gleichen geblieben sind und ebenso die von ihnen gezeugten Sexuales? Das frische Blut der Migrant^{es} alatae, welches gleichsam die Tradition von der Fichte bringt und konserviert, ist für *Ch. piceae* nach und nach verloren gegangen, in dem Maße, als die Geschlechtsgeneration, durch Veränderung der Sexuparen, in ihrer Funktion, befruchtete Eier zu erzeugen, geschwächt worden war. Dieser Ausfall mußte die Umbildung der *Ch. piceae* zu einer spezifischen Tannenspezies beschleunigen und vollenden. Daß noch heute Sexuparae und Sexuales gezeugt werden, ist durch die konservative Macht der Vererbungskraft zu erklären, in ähnlicher Weise, wie bei rudimentären Organen«⁴.

¹ Über die Geschlechtsgeneration von *Chermes abietis* L. Biol. Zentralbl. Bd. 7. 1887.

² Speziesnomenklatur nach C. BÖRNER. 1908.

³ Siehe auch die Fußnote 3 S. 207.

⁴ NÜSSLIN, Zur Biologie der Gattung *Chermes* Htg. Verhandlungen des naturw. Ver. zu Karlsruhe. XVI. Bd. 1903. S. 15.

3. Als Folge der Unfruchtbarkeit der Sexuales-Generation erscheint die effektiv ausschließlich parthenogenetische Fortpflanzungsweise der Spezies *Ch. piceae*.

Ich darf hier wohl gleich anschließen, daß der neueste Chermidenforscher C. BÖRNER in seinem groß angelegten Werke¹ meine Resultate bestätigt hat. Obgleich er einmal fundatrices von *Ch. piceae* gefunden hat², bestätigt er doch die Impotenz der Geschlechtsgeneration und die ausschließlich parthenogenetische Fortpflanzungsweise bei *Ch. piceae*. »Mit den Sexuales verliert sich bei uns die Biologie der *Ch. piceae* in ein Nichts« sagt BÖRNER s. 256, worauf er meine eigenen Worte: »Die Geschlechtsgeneration ist funktionsuntüchtig und hierdurch der Lebenszyklus von *Ch. piceae* ein rein parthenogenetisch sich fortpflanzender geworden« anführt, und sein den gleichen Inhalt wiedergebendes graphisches piceae-Schema folgen läßt.

Dieses Schema (S. 214) bedeutet auch in dem folgenden Punkte eine erfreuliche Bestätigung meiner früheren Resultate.

Ich konnte nämlich feststellen, daß bei *Chermes piceae* ein zuvor ganz übersehener engster Zyklus vorkommt, ein monogenetischer geschlossener einjähriger Zyklus der Frühjahrs-Generation (hiemalis

¹ BÖRNER, C., Eine monographische Studie über die Chermiden. Arbeiten aus der Kaiserl. Biol. Anstalt für Land- u. Forstwirtschaft. Bd. VI. Heft 2. 1908. S. 256.

² Auch ich habe im Juli 1902 die Fundatrix zu finden geglaubt, indem ich an einer Fichte, welche mit einer Versuchstanne, die an den Maitrieben reichlich geflügelte Sexuparen zur Entwicklung gebracht hatte, in einen Zuchtkasten zusammengesperrt worden war, nicht nur reichlich Sexuales, sondern auch eine Anzahl von Jungläusen fand, die ich schon damals als »mutmaßliche Fundatrices« notiert und etikettiert hatte. Eine solche Junglaus, welche die charakteristischen Wollausscheidungen der Beharrungslarve, wenn auch noch in schwacher Entwicklung zeigte, wurde photographiert. Ich hatte damals gezweifelt, ob es sich um eine wirkliche Fundatrix oder um eine zufällig an die Fichte verirrte exulans-Junglaus handelt, und wollte erst weitere Funde abwarten, um so mehr, als die fragliche Laus der exulans sehr nahe stand. Heute, nachdem BÖRNER seine ähnlichen Funde mitgeteilt und die Übereinstimmung seiner fraglichen Fundatrix mit seiner hiemalis hervorgehoben hat (l. c. S. 146), habe ich meine Präparate und Notizen von 1902 hervorgeholt, und muß danach bekennen, daß in der Tat die Möglichkeit bestehen könnte, daß es sich bei meinem Funde vom Juli 1902 um eine richtige Fundatrix gehandelt hat, daß danach das gelegentliche Vorkommen einer Fundatrix-Generation offen gelassen werden kann. Auch C. BÖRNER hat seinem Funde keine definitive Bedeutung beigelegt, er bestätigte das Fehlen der Gallen und Gallenläuse und stellte auch in seinem biologischen Schema die Strecke von der Sexualis zur Fundatrix durch eine punktierte Linie dar.

BÖRNER), mit außerordentlich langer Lebensdauer der Latenzlarve im ersten Stadium, also vor der ersten Häutung.

Nachdem mit dem Erwachen der Vegetation der Tanne im April (Mai) die überwinterten Larven an der Achse und an den Knospen des vorjährigen Triebes nach dreimaliger Häutung zur Eierlegerin geworden sind, beibt jetzt ein Teil der aus diesen Eiern entschlüpften Junglarven, insbesondere an der Achse des zarten Maitriebs, im ersten Stadium stehen, entwickelt, ohne zu wachsen, einen starken Chitinpanzer, scheidet Wachswolle in Form eines doppelten Rückenkamms und eines peripheren Randkranzes aus, hungert und beharrt im gleichen Stadium vom Mai bis zum nächsten April (larvale Beharrungslarve, Latenzlarve mihi, hiemalis-Junglarve nach BÖRNER), um erst im folgenden Jahre ebenso rasch wieder zur 1. Frühjahrs-Generation heranzuwachsen.

C. BÖRNER konnte später den gleichen engen Zyklus auch bei *Ch. abietis* L. und *strobilobius* Kalt. feststellen.

Ich hatte diesem langwährenden larvalen Beharrungszustand eine besondere biologische Bedeutung beigelegt, und zwar in doppeltem Sinne: einmal im Sinn der Erhaltung der Fruchtbarkeit, und zweitens als Ersatz für die Vorteile der sonst vorhandenen amphigonen Fortpflanzung im Sinne der Bewahrung der Konstanz der Art. »Wenn wir bedenken, daß eine solche Larve fast ein volles Jahr sich gleich bleibt, dabei ihre Charaktere erhält und festigt, um solche, im folgenden Frühjahr geschlechtsreif geworden, auf ihre Nachkommen unverändert zu übertragen, auf Nachkommen, die zum Teil wiederum wie die Mutter in der Beharrungsform verbleiben, so scheint die Auffassung sehr berechtigt, daß einer solchen, von Generation zu Generation fortlaufenden larvalen Beharrungsform, welche ihr Keimplasma unbeeinflusst bewahrt, sehr wohl die Bedeutung eines konservativ wirkenden Faktors, gleichsam eines morphologischen Ruhepunktes inmitten der wilden Variation und der rasch aufeinander folgenden rein parthenogenetischen Propagationszyklen zugesprochen werden kann« (l. c. S. 18 und 19). Zur Auffassung der biologischen Bedeutung im Sinne der Erhaltung der Fruchtbarkeit war ich durch die Beobachtung der abgeschwächten Fruchtbarkeit der folgenden parthenogenetischen Generation der Sommerläuse (*aestivalis* BÖRNER), und durch analoge Beobachtungen BALBIANIS und CHOLODKOWSKYS gelangt. Zur Auffassung der biologischen Bedeutung der larvalen Beharrungsform im Sinne der Bewahrung der Konstanz der Art war ich durch Feststellung der großen Variabilität gerade bei *Chermes piceae* gelangt, welche mehr als jede andere *Chermesart* je nach den Ernährungsbedingungen

und dem Orte des Ansatzes zu großer Veränderlichkeit geneigt ist. C. BÖRNER hat sich, wie ich hier zu erwähnen nicht unterlassen will, meiner Auffassung der biologischen Rolle der larvalen Beharrungsform im zweiten Sinne nicht anschließen können, obwohl er die biologische Bedeutung der Latenzlarve als Beharrungszustand der Stammutter zugibt.

Es scheint mir jedoch beinahe, als seien unsere Auffassungen nicht so sehr verschieden, weil für *Chermes piceae* als Spezies doch nur die Exulans (virgo) eine Bedeutung besitzt, da die Generationen der Sexuparae und Sexuales als biologische Rudimente jede Bedeutung verloren haben.

5. Die große Variabilität je nach dem jeweiligen direkten Einfluß der Ernährungs- und Platzbedingungen, welche *Ch. piceae* als Schmarotzer der Tanne findet, war gleichfalls ein Resultat meiner früheren Forschungen, weshalb ich die verschiedenen Exulansformen an der Nadel, an den jüngsten Zweigen und Knospen, und an der alten Stammrinde der Tanne unterschieden habe. Da jedoch diese Formen selbst sehr veränderlich sind und Übergänge zeigen, hatte ich darauf verzichtet Varietäten zu unterscheiden.

Diese Veränderlichkeit der *Ch. piceae*-Exulans, zum Teil auch im biologischen Verhalten, konnte ich neuerdings vollauf bestätigen, und ich muß gestehen, daß C. BÖRNER dieselbe in seiner neuesten Monographie zu wenig berücksichtigt hat.

Im verflossenen Jahre 1907 habe ich eine Anzahl von neuen Zuchtexperimenten vorgenommen, welche ein dreifaches Ziel hatten. Erstens sollten die gegenseitigen biologischen Beziehungen der drei Hauptformen: Zweig- und Knospenexulans (Z-Biologie) Stammexulans (St-Biologie) und Nadelexulans (N-Biologie) studiert werden, zweitens die Generationsfrage, und drittens lag mir daran festzustellen, ob die verschiedenen Formen als Nachkommen einer und derselben Mutter entstehen können. Zur Erreichung dieser Ziele mußten daher einmal die Eier von Z-, St- und N-Mutterläusen wechselseitig an die verschiedenen Pflanzenteile, Triebe und Knospen, alte Stammrinde und Nadeln von Versuchstannen übertragen werden, sodann mußte zu diesem Ansatz auch der geteilte Eiervorrat von einer Mutter für die verschiedenen Ansatzplätze der Tanne verwendet werden.

Da in der Saison von 1907 nicht alle diese Ansätze möglich waren, wurden die Experimente im laufenden Jahre z. T. wiederholt und ergänzt, z. T. auch zur Lösung neuer Fragen weiter ausgelehnt.

Durch Kombination entstanden zunächst 9 Versuchsreihen:

| | |
|---|---|
| 1. Ansatz von Z-Eiern auf Zweige oder Knospen | } von Versuchs- tannen (Weiß- tanne und Nord- mannstanne). |
| 2. » » » » » Nadeln | |
| 3. » » » » » alte Rinde | |
| 4. » » St- » » Zweige | |
| 5. » » » » » Nadeln | |
| 6. » » » » » alte Rinde | |
| 7. » » N- » » Zweige | |
| 8. » » » » » alte Rinde | |
| 9. » » » » » Nadeln. | |

Diese Ansätze wurden im Laufe der Saison ein- oder mehrmal wiederholt und als Z¹, Z², St¹, St², N¹, N² usw. unterschieden.

Ebenso wurden Parallelversuche vorgenommen, indem bei einem Teil der Versuche die Eier einer Mutter geteilt angesetzt wurden, bei einem andern Teil aber größere Eiermassen von mehreren Müttern zum Ansatz gelangten.

Wenn wir zunächst von der Biologie der Stammexulans (an der Stammrinde älterer Tannen) absehen, so können wir die Biologie der Zweig- und Nadelläuse in den nachfolgenden Sätzen zusammenfassen.

1. Die Zweig- und Knospenexulans entwickelt sich als erste Generation (hiemalis BÖRNER) des Frühjahrs aus den im Beharrungsstadium überwinterten Jungläusen. Diese Entwicklung vollzieht sich im April, in milden Jahren schon früher.
2. Aus den Eiern dieser ersten Generation, die 1907 je nach dem Saftzustand und dem Standort, und je nach der Spezies der Tanne (bei Nordmannstanne etwas später) bis Ende Mai und Anfang Juni noch Jungläuse lieferten, können nun, und zwar als Kinder einer Mutter, hervorgehen:
 - a) Jungläuse, die sofort schon im ersten Stadium (also vor der ersten Häutung) in Beharrungszustand treten, und sich insbesondere an der Achse des jungen Matriebs festsetzen, um hier bis zum nächsten Jahre in Latenz zu bleiben.
 - b) Nadelmutterläuse, an der Unterseite der Matriebnadeln, die sich (1908 innerhalb ca. 14 Tagen) dreimal häuten, im vierten Stadium kugelige Wollmassen ausscheiden, und eine geringe Anzahl Eier ablegen. II. Exulans-Generation (aestivalis BÖRNER) IIa.
 - c) Sexuparae, ebenfalls auf der Unterseite der Matriebnadeln, die ebenfalls in rascher aber bis viermaliger Häutung zu

Nymphen und Geflügelten fortschreiten. Sie stellen eine Geschwistergeneration der Nadelmutterläuse dar (IIb)¹.

- d) Weiter können aus den Eiern der Zweigmutterläuse Exulans-Mutterläuse an älterer Rinde hervorgehen. Sie erschienen 1907 ganz vereinzelt unten an der Rinde einer ca. 10jährigen Versuchstanne, jedoch etwas später, und nicht bei den Versuchen mit geteilten Eiermassen von einer und derselben Mutter, sie legen ihre Eier unter Wachswollausscheidung ab.

Die II. Generation teilt sich demnach in Nadelexulantes, Sexuparen und Stammexulantes.

3. Eine III. oder weitere Generation (von den Sexuales abgesehen) gibt es bei *Ch. piceae* nicht. (Im Gegensatz zu *Ch. strobilobius* und anderen Chermesarten)².
4. Die Sexuparen gehen in ungünstigen Jahren meist schon vor der vierten Häutung zu Geflügelten zugrunde. Die Sexuales erscheinen daher nicht regelmäßig alle Jahre. 1907 konnte nur eine Sexuparafliege beobachtet werden.
5. Aus den Eiern der Nadelexulantes entstehen ausschließlich larvale Beharrungsläuse. Jeder Ansatz (auch an zarte Maitriebe von Tannenpflanzen aus dem Gebirge) lieferte 1907 stets dieses gleiche Resultat.

Aus den Eiern der Nadelexulantes entschlüpften 1907 die ersten Jungläuse zwischen dem 10. und 13. Juni, fast alle setzten sich an die Achse und an die Knospenquirle der Maitriebe, am 23. Juni zeigten diese Jungläuse schon sämtlich die charakteristische Chitinhaut und die Wollausscheidung des larvalen Beharrungsstadiums. Jetzt waren die Maitriebe der mit Eiern von mehreren Nadelmutterläusen infizierten Versuchstannen von Jungläusen so stark besetzt, daß sie wie gepflastert aussahen.

Nur wenige Nachkommen von Nadelmutterläusen setzten sich an ältere als diesjährige Triebe an, um hier ebenfalls in Beharrungszustand zu treten.

¹ Aus den Sexuparen gehen in einzelnen Jahren, nachdem sie an Fichtennadeln übergeflogen sind, Sexuales hervor (III. Generation). 1907 gingen die Sexuparen meist vor der IV. Häutung zugrunde, nur eine einzige Geflügelte konnte beobachtet werden.

² Bei *Chermes pectinatae* Cholodk. sollen dagegen mehrere Nadelaestivalexgenerationen innerhalb des Frühjahrs und Sommers aufeinander folgen. — CHOLODKOVSKY, Beiträge zu einer Monographie der Coniferenläuse. I. Teil Horae Societ. Ent. Ross. Bd. 30. 1895.

6. Bei allen diesen Ansätzen verhielten sich die Jungläuse im allgemeinen ziemlich gleich, ob nun die Eier an die ältere Stammachse, an die jüngste Triebachse, oder an die Maitrieb-Nadeln der Versuchstannen befestigt worden waren.

Die Jungläuse aus den Eiern der I. Generation wanderten fast alle an die Maitriebe, um sich hier, bald als spätere Beharrungslarven an deren Achse, bald als Nadelexulantes und Sexuparae auf der Unterseite der Nadeln festzusetzen. Nur wenige setzten sich an die Rinde älterer Triebe an. Nur zeigten hier die Nachkommen aus den direkt an die Nadeln des Maitriebs befestigten Eier einen kleinen Vorsprung in der Entwicklung gegenüber den unten an der Stammachse befestigten Eiern. Im ersteren Fall zeigten sich (beim Ansatz der Hiemalis-Eier am 7. Mai) die ersten Eier der II. Generation schon am 27. Mai, im zweiten Fall (bei gleichem Ansatzdatum) erst Anfang Juni. Diese Differenz ist dadurch zu erklären, daß im zweiten Fall die Jungläuse einige Zeit verloren, indem sie die Nadeln suchen und von der Basis des Stämmchens zur Nadel der Maitriebe wandern mußten. Die Entwicklungsdauer der II. Generation (*aestivalis* BÖRNER) betrug 1907 vom Ei der *hiemalis* bis zum Ei der *aestivalis* etwa 3 Wochen, etwa die gleiche Zeit der Dauer der I. Generation von der überwinternden Larve bis zur Junglarve der *aestivalis*. Ebenso streben fast alle Junglarven der II. Generation, nur in umgekehrtem Sinne, zu den Triebachsen, insbesondere zur Maitriebachse, ob nun die Eier der Nadelmutterläuse an die Nadeln des Maitriebs, oder unten an die Rinde des Stämmchens befestigt worden waren.

7. Jedoch zeigte sich für die Nachkommen der I. Generation bei 3 Zuchten insofern ein Unterschied, als das Zahlenverhältnis zwischen Beharrungslarven- und Nadelmutterlaus-Nachkommen ein verschiedenes war. Die von einer und derselben *hiemalis*-Mutter abgelegten Eier wurden hier zunächst am 7. Mai in zwei gleiche Teile geteilt und zu je ca. 25 Eiern

- a) an die untere Rinde des Stämmchens einer Tanne und
- b) an eine Maitriebnadel einer anderen Tanne angesetzt; dann wurde am 11. Mai
- c) die *hiemalis*-Mutter mit dem Eierrest vom 7. Mai samt den vom 7. bis 11. Mai hinzugelegten Eiern an einen Maitrieb einer dritten Tanne befestigt.

Die 3 Versuchstannen a), b) und c) zeigten später ein etwas verschiedenes Zahlenverhältnis der aus den Eiern entstandenen Beharrungslarven und Nadel-*aestivales*, und zwar zeigte

| | | | | | |
|-----|------|------------|-----|---|-------------------|
| a): | 6 | aestivales | und | 5 | Beharrungslarven, |
| b): | 12 | » | » | 3 | » |
| c): | 3(4) | » | » | 3 | » |

Bei Tanne c) war eine der Nadel-aestivales vor der Eiablage abgestorben. Die geringe Zahl der Nadel-aestivales bei c) und das Absterben einer derselben deutet auf zwei Ursachen hin: erstens waren die Eier bei c) die zum Teil zuletzt abgelegten derselben Mutter, zweitens war der Maitrieb der Tanne c) schon älter als bei a) und b).

Während im ersten Frühjahr (1907 Ende April und Anfang Mai) aus den Eiern der hiemalis relativ mehr Nadelaestivales und Sexuparae und weniger Beharrungslarven hervorgehen, ist dies Verhältnis später ein umgekehrtes und zuletzt entstehen nur noch Beharrungslarven (hiemales). Letzteres war 1907 bei den Ansätzen von Hiemalis-Eiern am 27. Mai und später der Fall, und zwar gleichgiltig, ob der Ansatz an Tannen mit erstarkten Maitrieben oder an solche mit zarten Maitrieben geschah, welche letzteren aus dem Gebirge besorgt worden waren.

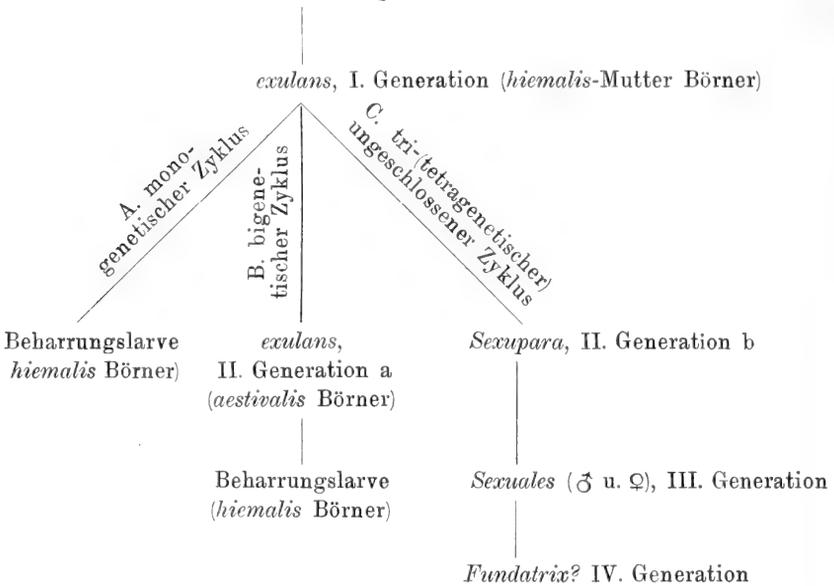
Aus den letzten noch auftreibbaren Eiern der hiemalis-Generation (1907 am 10. Juni) gediehen die Larven überhaupt nur noch an der Achse zarterer Maitriebe (von einer Nordmannstanne und von einigen aus ca. 800 Meter Höhe beschafften Tannen) und lieferten hier ausschließlich nur Beharrungslarven (hiemales). Die Zeugung von Nadelaestivales scheint daher bei *Ch. piceae* nur zu Anfang des Frühjahrs, ihr Gedeihen nur an zarten Maitrieben möglich zu sein.

Es müssen zwei ursächliche Faktoren für die Erzeugung von Nadelaestivales unterschieden werden: erstens das Alter der zeugenden hiemalis, beziehungsweise der Zeitpunkt in der Saison, zweitens der Ernährungszustand (Saftzustand) des Maitriebs. Es muß noch der Zukunft überlassen bleiben, die relative Bedeutung dieser beiden Faktoren in bezug auf ihre Kausalität bei der Erzeugung von Nadelaestivales festzustellen.

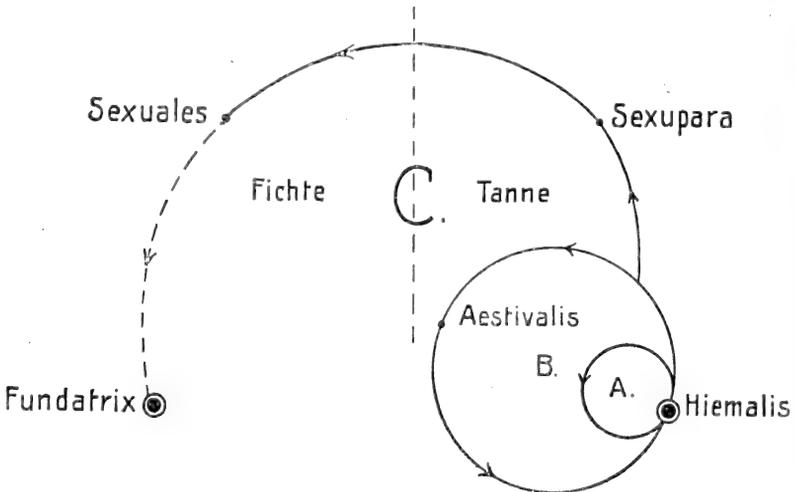
Wir werden am Schlusse bei Besprechung der BÖRNER'schen Auffassungen hierauf zurückkommen.

8. Der Lebenslauf und die Fortpflanzungsweise der Spezies *Ch. piceae* läßt sich, soweit bis jetzt bekannt geworden ist, durch die nachfolgenden Schemata darstellen:

I. Schema (für Trieb-, Knospen- und Nadelformen).
 Hibernierende Beharrungslarve (*hiemalis*-Junglarve Börner)



II. Schema nach BÖRNER (l. c. p. 256)



Beide graphischen Schemata zeigen uns die drei verschiedenen Zyklen A, B, und C. A ist der engste Zyklus, monogenetisch, monomorph und monöcisch: »die Exulans, (*hiemalis* BÖRNER) mit ihrer ca. 11 Monate gleichbleibenden Beharrungslarve.

B ist der zweite bigenetische, bimorphe und monöcische¹ Zyklus mit den beiden parthenogenetischen Generationen *Exulans I* (*hiemalis* BÖRNER) und *exulans II* (*aestivalis* BÖRNER) mit der ca. 10 Monate gleichbleibenden Beharrungslarve.

C endlich ist der komplizierteste tri- oder tetragenetische², tri-, beziehungsweise tetramorphe² und diöcische³ Zyklus, der aber ungeschlossen verläuft, weil die *Sexuales*-Generation unfruchtbar geworden ist, und keine fruchtbare *Fundatrix*⁴ zu erzeugen vermag, so daß eine zur Tanne zurückkehrende Gallengeneration, welche den Schluß des Zyklus herzustellen hat, wenigstens in Mitteleuropa fehlt. Der Zyklus *C* ist also ein ungeschlossenes Rudiment.

Der Vereinfachung wegen haben wir nur eine *Exulans II* angenommen. In Wirklichkeit müßten Nadel- und Stamm- (Trieb-) *Exulantes* unterschieden werden.

9. Wir haben bisher die Stammexulans an der Rinde älterer Tannen nur beiläufig erwähnt.

Morphologisch ist sie durch starke Rückbildung des Chitins und durch meist reichere Entwicklung der Drüsen, beziehungsweise der Wollausscheidungen, gekennzeichnet; sie nähert sich hierin der Nadelexulans, und beide zusammen treten in den Extremen ihrer Ausbildung in schroffen Gegensatz zur Zweig- und Knospensexulans, welche unter mächtiger und höckeriger Chitinentwicklung fast alle Drüsen verlieren und fast nackt ohne Wolle erscheinen kann.

Da jedoch alle drei Formen unter sich selbst veränderlich sind, mußte von der Aufstellung von Varietäten abgesehen werden.

Die alte Stammrindenexulans trägt in der ersten Generation ebenfalls wenig Drüsen und scheidet nur sparsam Wolle aus, tritt jedoch nie so chitinreich auf wie die Zweiglaus. Kopf und Prothorax sind durch eine zarte Zwischenhaut getrennt, sie ist auch kleiner und weniger fruchtbar als die Zweigexulans in der I. Generation. Die folgenden Generationen der Stammexulans, deren mehrere aufeinander zu folgen scheinen, zeichnen sich durch Rückbildung des Chitins und Reichtum an Drüsen aus. Es gibt Formen, welche nicht einmal mehr ein zusammenhängendes Kopf-

¹ Monöcisch, weil nur auf der Tanne sich abspielend.

² Wenn wir das Vorkommen der *Fundatrix* bei *Ch. piceae* als gesichert annehmen.

³ Diöcisch, weil auf Tanne und Fichte sich abspielend.

⁴ Ob *Fundatrices* bei uns zustande kommen, betrachtet auch BÖRNER als nicht vollauf erwiesen, weshalb er die von den *Sexuales* zur *Fundatrix* führende Linie in seinem Schema punktiert dargestellt hat.

chitinschild besitzen, während am zarthäutigen Thorax und Abdomen nur noch kleine isolierte Drüsenfazettenplatten auftreten.

Diese Exulansformen sind es, welche RATZEBURG, der den Namen *piceae* gegeben hat, vor sich hatte. Sie sind auch die auffälligsten der Exulansformen, da sie bei massiger Entwicklung die ganze Rindenoberfläche alter Tannen wie mit dichtem Schimmel bedecken können und auch das ganze Jahr hindurch ins Auge fallen. Aus meinen Zuchtexperimenten ging nun 1907 und 1908 deutlich hervor, daß die Nachkommen der I. Generation der Stammexulans nicht mehr an die Nadeln der Maitriebe zu dauerndem Ansatz gehen, und weder Nadelwolläuse noch Sexuparae zu erzeugen vermögen. Sie sind 1907 auch nicht an der freien Achse der Maitriebe in Beharrungsstadien übergegangen. Nur ganz wenige Larven setzten sich an einer der Versuchstannen unten am Stämmchen fest und gingen hier in Beharrungszustand über. Bei den übrigen Versuchstannen war überhaupt kein Ansatz zu finden trotz der zahlreich umherlaufenden Junglarven. Die Jungläuse waren abwärts gewandert und entwichen.

Da im laufenden Jahre alle Stämmchen an der Basis einen Klebeleimring erhalten haben, konnte diese Fluchtrichtung festgestellt werden, indem die Leimringe an reichinfizierten Tannen von roten Läusen bedeckt erschienen.

Welch ein Unterschied gegenüber den Jungläusen der Zweigexulans I. Generation, die fast alle nach den Maitrieben streben und zu Anfang der Saison die Nadelunterfläche besetzen!

Nur an einer reich infizierten Versuchstanne von 1907 konnten am 5. Juni außer den schon genannten am Stämmchen als Beharrungslarven angesiedelten Individuen nachträglich mehrere Larven aufgefunden werden, die sich unter den Knospenschuppen an der Basis der Triebe vollständig versteckt angesiedelt hatten und durch zufälliges Nachsuchen später an diesen Stellen gefunden wurden. Sie waren mit den charakteristischen Wollkämmen am Rücken und mit dem peripheren Wollkranz der Beharrungslarve versehen, aber schwach chitinisiert und damit korrespondierend in der Färbung rötlich geblieben.

Am 10. Juni konnte bei einzelnen dieser versteckten Jungläuse Wachstum und Wollausscheidung beobachtet werden, am 30. Juni Eiablage in dichten Wollhaufen. Am 7. Juli fand sich die Zahl der frei am Stämmchen sitzenden Beharrungslarven vermehrt (Nachkommen der unter den Knospenschuppen versteckten Mutterläuse), aber noch fand sich keine Beharrungslarve an der Achse der Maitriebe. Erst am 16. Juli konnten Beharrungslarven an den Knospen-

quirlen der Maitriebe und nahe darunter an deren Achse gefunden werden.

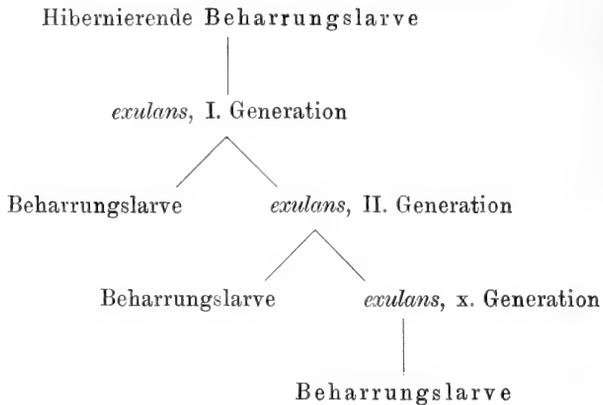
Dieses Zuchtergebnis zeigt deutlich, daß die Nachkommen der ersten (Frühjahrs-) Stamm-Exulans keine Tendenz haben, an Maitriebe zu gehen. Sie werden sich in der freien Natur in der Nähe ihrer Mütter an der Stammrinde niederlassen, und eine reiche Wollausscheidung beginnen, wie eine solche ja regelmäßig im Freien stattfindet, nachdem die Wollmassen über Winter abgenommen haben. In dieser Wollmasse und im frischen Waldesschatten der alten Tannenstämme findet diese Exulansform die Existenzbedingungen, unter denen sie wohl mehrere Folgen gleichartiger Sommer- und Herbstgenerationen zu erzeugen vermag. Hierfür spricht die Tatsache, daß wir den Sommer und Herbst hindurch Eiablagen und alle Stadien dieser Exulans an der alten Stammrinde finden. Auch hier scheinen von der ersten Generation an Beharrungslarven aufzutreten, da im Freien auch an der alten Stammrinde stärker chitinisierte Beharrungslarven während der ganzen Saison beobachtet werden können.

Diese von der oben gegebenen Darstellung der Trieb- und Knospenform abweichende Biologie der Altrindenexulans erklärt es auch, daß die Zuchtversuche an jungen Tannen meist fehlgeschlugen, und daß nur diejenigen Jungläuse der genannten Exulans zu weiterer Fortpflanzung gelangt waren, welche im Schutze der Knospenschuppen an der Basis der Triebe Existenzbedingungen fanden, die einigermaßen mit den natürlichen harmonierten: Schutz gegen Licht und Austrocknung. Nur eine kleine Zahl trat unten am Stämmchen der Versuchspflanze in Beharrungszustand, woraus wir auf ähnliche Vorkommnisse auch an älterer Stammrinde in der freien Natur schließen können.

Ich fasse daher die *piceae*-Altrindenexulans als eine im Werden begriffene Varietät auf, welche zur Zeit in der Hauptsache nur biologisch scharf charakterisiert ist, welche aber auch morphologische Merkmale anzunehmen im Begriffe steht. Biologisch ist sie charakteristisch durch den Ausfall der an Nadeln lebenden II. Generation der *aestivalis* und *Sexupara*, und durch die Wiederholung gleichartiger Generationen.

Ihre Biologie stellt einen mehr oder weniger monomorphen, aber polygenetischen rein parthenogenetischen monöcischen Zyklus dar.

Ihr biologisches Schema würde sich etwa wie folgt darstellen lassen:



Diese Stammrindenexulans ist jedoch aus der gewöhnlichen Zweigexulans entstanden, und entsteht auch immer aufs neue aus Zweigexulantes. Mit fortschreitendem Alter der Wirtspflanze scheint sie sich von der Zweigexulans zu emanzipieren, und viele Jahrzehnte hindurch aus sich selbst zu rekrutieren.

Eben durch diese langjährige Emanzipation hat sie Gelegenheit gehabt, einen eigenartigen konstant gewordenen biologischen Charakter anzunehmen.

An jüngeren Tannen sind die biologischen Zyklen der Zweig- und Stammexulanten noch nicht scharf getrennt, wie das Verhalten der jüngeren Tannen bei der Heidelberger Kalamität zeigen, wo stellenweise vom Maitrieb bis zur Stammbasis der Bäume alle Triebteile kontinuierlich besetzt sind.

10. Das Jahr 1907 war ein abnormes, indem in der zweiten Hälfte des September und einen großen Teil des Oktober hindurch nach einem ziemlich schlechten Sommer abnorm warmes und beständiges Wetter eingesetzt hatte. Infolgedessen erwachten, und zwar scheint erst nach der Mitte des September, zahlreiche aber weitaus nicht alle Beharrungsläuse aus ihrem Latenzzustande. Die am 11. Oktober vorgenommene Revision meiner Versuchstannen zeigte dies in verschiedenem Grade. An den wenigsten Pflanzen waren noch alle Beharrungslarven in Latenz geblieben, an anderen zeigte sich Wachstum, an einzelnen sogar bis zur Vollendung der drei Häutungen und bis zur Eiablage und Freilarve, ein Verhalten, welches zweifellos als Ausnahme aufgefaßt werden muß.

Zum Schlusse muß ich noch einiger Punkte gedenken, in denen die neueste Darstellung C. BÖRNER'S in bezug auf *Ch. piceae* von meiner bisherigen Auffassung Abweichungen zeigt. Abgesehen von der neuen Theorie C. BÖRNER'S, welche verlangt, daß die Fichte,

welche bisher als ursprüngliche Wirtspflanze angesehen worden war, nunmehr als Zwischenwirt betrachtet werde, und welche den Ausgangspunkt der biologischen Entwicklung auf die bisherigen Zwischenwirte, auf die Lärchen, Kiefern und Tannen verlegt, und somit die Reihenfolge der Generationen gerade umkehrt, ist es insbesondere die scharfe morphologische Unterscheidung der Junglarven der I. und II. Exulansgeneration von seiten BÖRNER, welche ich früher nicht gekannt hatte.

Zur Umkehrung der Wirtsrelation habe ich kürzlich an anderem Orte Stellung genommen, und durch eine Hypothese die bisherige Auffassung zu stützen versucht¹; in bezug auf die morphologische Trennung der Junglarven der I. Generation (hiemalis Börner) und der II. Generation (aestivalis Börner) möchte ich im nachfolgenden meine nunmehrige Übereinstimmung kundgeben.

Ich muß voranschicken, daß BÖRNER morphologische Unterschiede zwischen der hiemalis- und aestivalis-Larve bei den Arten seiner Gattung *Pineus*² nicht feststellen konnte, daß er dagegen im Gegensatz zu *Pineus* bei *Cnaphalodes (strobilobius* Kalt.) sehr deutliche und sichere Unterschiede fand. Bei seiner Gattung *Chermes* fand er weniger deutliche Unterschiede, sie sind nur in der Form des dritten Fühlergliedes, in der Stärke der Chitinisierung und in der Drüsen- und Wachswollentwicklung gelegen.

Bei *Chermes piceae* konnte ich zuerst im Anfangsstadium der Junglarven, solange dieselben noch keine Chitinbildung und Drüsenausscheidung zeigen, sichere morphologische Unterschiede nicht erkennen. BÖRNER gibt an, daß das dritte Fühlerglied bei der hiemalis-Junglarve $\frac{1}{5}$ so dick als lang sei, bei der aestivalis-Junglarve nur etwa $\frac{1}{4}$ so dick als lang.

Wenn man die aus den Eiern einer und derselben hiemalis-Mutter ausschlüpfenden noch beweglichen Junglarven, von denen ja zu Beginn der Saison ein Teil zu hiemalis-Beharrungslarven, ein Teil zu aestivalis-Junglarven und sexuparen wird, auf ihre Fühlerform untersucht, so findet man erhebliche Schwankungen in bezug auf die Proportionen des dritten Fühlergliedes. Die Proportion $\frac{1}{5}$ so dick als lang fand ich bei keinem der gemessenen Individuen der freilaufenden Jungläuse. Die Extreme waren für das Verhältnis der

¹ NÜSSLIN, »Zur Biologie der Gattung *Chermes*«. Biol. Zentralbl. 1908. Bd. XXVIII. Nr. 10. S. 333—343.

² Es gehören hierher alle Chermiden-Arten, welche auf die Kiefern wandern.

Dicke zur Länge des dritten Fühlergliedes $\frac{1}{3,3}$ und $\frac{1}{4,6}$. Dazwischen lagen zahlreiche Zwischenwerte.

Wenn man dagegen die zur schwarzen festsitzenden Beharrungslarve gewordene hiemalis-Junglarve einerseits und die vor der ersten Häutung stehende und an der Maitriebnadel angesaugte, zur aestivalis gewordene Junglarve andererseits vergleicht, so kommen ähnliche Proportionen, wie sie BÖRNER angegeben hat, heraus. Es erschien mir dieser spätere Unterschied in der Form der Fühler der beiderseitigen Larven aus dem Prozeß des Werdens und der Umgestaltung auch sehr erklärlich. Die zur Beharrungslarve werdende Junglarve hat die Aufgabe, hungernd sich gleich zu bleiben, also nicht zu wachsen, dagegen ihr Chitinkleid zu einem dichten harten Panzer zu entwickeln, die charakteristischen Wachswollausscheidungen zu bilden, ihre Farbe vom hellen Rotbraun bis zum tiefen Schwarz zu verändern.

Die zur aestivalis werdende Junglarve dagegen muß rasch wachsen, um innerhalb einer Woche oder rascher zur ersten Häutung zu schreiten und in das zweite Stadium zu treten. Im zweiten Stadium sind die dritten Fühlerglieder plump, kürzer und dicker. Unter der zart bleibenden Chitinhaut des ersten Stadiums müssen die Fühler zur Form des zweiten Stadiums heranwachsen.

Infolgedessen unterbleibt bei ihr auch eine erhebliche Chitinverstärkung, Verfärbung, Drüsenentwicklung und Wollausscheidung im ersten Stadium. Die zur Beharrungslarve werdende Junglarve dagegen erreicht innerhalb von etwa drei Wochen ihre volle Chitin- und Drüsenbildung, sowie die Wachsausscheidung.

Ich ließ deshalb die Unterschiede zwischen der hiemalis- und aestivalis-Junglarve erst im Laufe des Werdens als eine Folge der verschiedenen Ernährungsbedingungen und der verschiedenen Entwicklungstendenzen entstehen. Hiemalis und aestivalis, sowie sexupara sind ja Kinder einer und derselben hiemalis-Mutter, wie auch BÖRNER annimmt, also Geschwister.

Dies war mein Standpunkt 1903 und bis vor kurzem. Ich teilte denselben BÖRNER brieflich mit, auch meine Messungsergebnisse am dritten Fühlerglied der Junglarven, die gegen BÖRNER'S Auffassung zu sprechen schienen.

Nun hat mir BÖRNER zugegeben, daß das Unterscheidungsmerkmal am dritten Fühlerglied nur geringe Bedeutung habe, daß dagegen der Hauptunterschied zwischen der hiemalis- und aestivalis-Junglarve darin liege, daß die letztere fast drüsenlos sei (»vielleicht mit Ausnahme unscheinbarer Marginaldrüsen«) und kleinere,

mehr rundliche Chitinplatten besitze. Diese Unterschiede sollten sich an günstigen Objekten schon im Ei feststellen lassen.

Meine daraufhin vorgenommenen Untersuchungen haben nun BÖRNER'S Auffassung in allen Hauptsachen bestätigt.

Ogleich die aus den Eiern derselben hiemalis-Mutter ausschließenden Junglarven die gleiche scheinbar drüsen- und chitinplattenlose weiche rötliche Haut zeigen (Fig. 1), läßt sich doch bei sehr

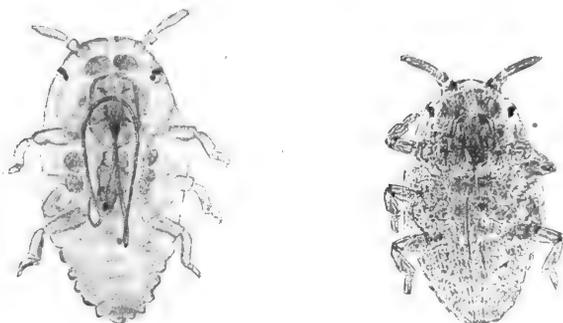


Fig. 1. Exulans-Junglarve. Fig. 2. Sexupara-Junglarve.

vorsichtiger langwährender Behandlung mit verdünnter kalter Kalilauge eine Platten- und Drüsenanlage im Sinne BÖRNER'S feststellen, welche an wohlgelungenen Kalilaugepräparaten selbst an den Embryonen durch die Eischale hindurch sichtbar ist.

Nur darin kann ich nicht mit BÖRNER übereinstimmen, daß die zur aestivalis werdende Junglarve fast drüsenlos sei. Außer den besonders deutlichen Marginaldrüsen lassen sich deutliche Pleural-, und an den hinteren Abdominalsegmenten (3. bis 7. Segment) auch deutliche Spinaldrüsen feststellen. Sicher sind die Chitinplatten in diesem Stadium (Fig. 3), wenn auch undeutlich geschieden, doch kleiner und mehr rundlich.

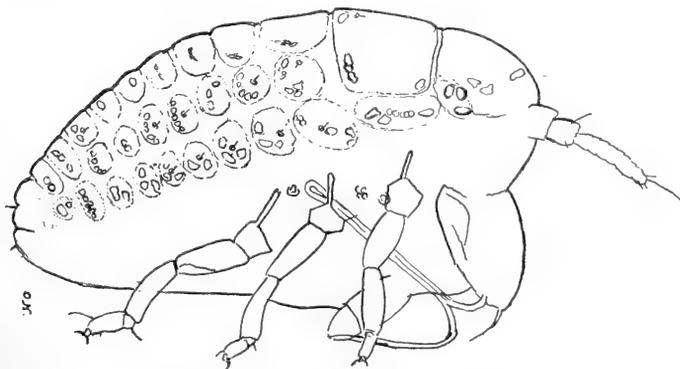


Fig. 3. Aestivalis-Junglarve.

Obgleich die spätere Beharrungslarve (*hiemalis*) in bezug auf die Zahl und Lage der Chitinplatten die gleiche Anordnung zeigt, erscheinen doch schon jetzt ihre Platten größer, kräftiger chitinisiert und mit wohlentwickelten Spinal- und Marginaldrüsen ausgestattet (Fig. 4). Ich freue mich, diese Bestätigung BÖRNER'S hiermit geben zu können und vermag noch meinerseits hinzuzufügen, daß auch die Sexupara im I. Stadium der Junglarve (Fig. 2), an ihrem deutlich größeren Vorderhirn unterschieden werden kann (vgl. Fig. 1 und 2).

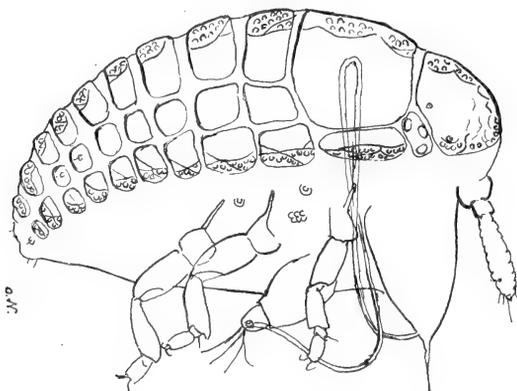


Fig. 4. Hiemalis-Junglaus.

Nach dem Gesagten sind darnach die von einer und derselben Mutter stammenden später so verschiedenartigen Nachkommen: die *hiemalis*-Beharrungslarven, die *Nadelaestivales* und die Sexuparen auch schon ab ovo verschieden.

Es ist als ein besonderes Verdienst BÖRNER'S und als eines der wichtigsten Ergebnisse seiner Forschungen zu betrachten, daß er den schon im Ei festgelegten Unterschied der *hiemalis*- und *aestivalis*-Formen entdeckt hat. Damit ist zugleich festgestellt, daß den verschiedenen Ernährungsbedingungen, bzw. den verschiedenen Pflanzenorten (Rinde, Nadel) eine primär-kausale Bedeutung heute nicht mehr zugesprochen werden kann (bei *piceae*, *abietis* und *strobilobius*).

Eine sekundäre Bedeutung kommt ihnen dagegen zweifellos zu. Sobald die Nadeln der Maitriebe genügend fest geworden sind, entwickelt sich keine *Nadel-Aestivalis* und keine Sexupara mehr, wie meine Versuche von 1907 gezeigt haben. Die zu *aestivalis*- und *sexupara*-Jungläusen embryonal prädestinierten Jungläuse fallen alsdann durch die Ungunst der Wirtsverhältnisse dem Untergang anheim.

Wenn auch heute bei den Gattungen *Cnaphalodes* und *Chermes* den Ernährungs- und Platzbedingungen des Wirts keine primäre Bedeutung mehr zugesprochen werden kann, so dürfte immerhin die Frage diskussionsfähig sein, ob nicht in einer phylogenetisch früheren Zeit, als die Unterschiede der *hiemalis* und *aestivalis* ontogenetisch noch nicht so frühe, noch nicht embryonal fixiert waren, die Ernährungs- und Platzverhältnisse des Wirts durch direkte Beeinflussung der Junglarven den Unterschied zwischen *hiemalis* und *aestivalis* bewirkt hatten.

Es scheint diese Frage insbesondere deshalb berechtigt zu sein, weil BÖRNER selbst für seine Gattung *Pineus* keine Unterschiede zwischen den *hiemalis*- und *aestivalis*-Larven für das I. Larvenstadium feststellen konnte. Da hier der Sichtbarkeitstermin der Unterschiede erst ins II. Larvenstadium fällt, kann an eine direkte Beeinflussung im I. Stadium durch den Wirt gedacht werden.

Im Zusammenhang mit der im I. Larvenstadium noch nicht fixierten Differenzierung zwischen *hiemalis* und *aestivalis* fehlt bei der Gattung *Pineus* auch das Vorkommen eines engsten monogenetischen *hiemalis*-Zyklus.

Die Differenzierung einer schon im ersten Larvenstadium erreichbaren festen Panzerbildung und einer schützenden Wollausscheidung, wie solches die lange Monate hindurch unveränderliche Beharrungslarve nötig hat, scheint ihre ontogenetisch frühe Anlage im Embryonalstadium bewirkt zu haben, und damit die Fixierung der differenziellen *aestivalis*- und *hiemalis*-Charaktere im Embryonalstadium.

Zum Schluß möchte ich noch einen Irrtum BÖRNERs berichtigen. Auf Seite 254 seiner Hauptarbeit gibt er eine Darstellung, wonach ich die *aestivalis*-Mutter direkt aus der *hiemalis*-Larve hervorgehen ließe, und die beiden Generationen der *hiemalis* und *aestivalis* nicht unterschieden hätte.

Hierzu möchte ich zunächst bemerken, daß ich nirgends die Sommergenerationen an den Nadeln, die Nadelwolläuse und die Sexuparae, direkt aus der überwinterten Beharrungslarve hervorgehen ließ, sondern erst aus den Nachkommen der aus der überwinterten Beharrungslarve entstandenen Zweig- und Knospemutter¹.

¹ Am deutlichsten geht diese meine Auffassung aus meiner Darstellung (»Zur Biologie der Gattung *Chermes*«. Verh. d. naturw. Vereins zu Karlsruhe Bd. XVI. 1903. S. 10) hervor: »Das Experiment hat gezeigt, daß die verschiedenen Formen der Stammrinden-, Zweigrinden-, Nadel- und Knospemutterläuse und ebenso die sexuparen Geflügelten aus den Eiern sich entwickeln, die im ersten Frühjahr von den Läusen am vorjährigen Triebe erzeugt worden sind.«

Aus dem in der Fußnote angeführten Zitat geht dies deutlich hervor, und ebenso geht aus diesem Zitat hervor, daß ich sehr wohl zwischen Winter- und Sommerlaus, d. h. zwischen der als I. Generation auftretenden Zweiglaus und der daraus entstehenden formenreichen II. Generation der Stammrinden- und Nadel-Exulantes und Sexuparen unterschieden habe. Nur der morphologische ab ovo bestehende Unterschied zwischen den Junglarven der *hiemalis* und *aestivalis* war mir unbekannt geblieben.

BÖRNER hat auch die erheblichen Unterschiede, welche bei *Ch. piceae* zwischen den verschiedenen Exulantes, insbesondere zwischen der Stammrindenexulans und den übrigen Exulansformen besteht, nicht berücksichtigt¹.

Gegenüber den Übereinstimmungen in allen Hauptpunkten sind die Differenzen zwischen BÖRNER und mir, abgesehen von der Frage der Wirtsrelation, nur nebensächlicher Natur.

Vortrag des Herrn E. KNOCHE (Stuttgart) a. G.:

Über Insektenovarien unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

Der Kürze der Zeit halber, welche mir für meinen Vortrag zur Verfügung steht, glaube ich mich auf eine kurze Schilderung der Vorgänge im Ovarium des von mir am meisten untersuchten Käfers, von *Myelophilus piniperda*, des bekanntesten Borkenkäfers der Kiefer, beschränken zu müssen. Meine Schlußfolgerungen, die ich im Verlauf des Vortrages aus meinen Untersuchungen ziehe, beschränken sich demgemäß lediglich auf diese eine Art. Untersucht wurden von ihr etwa 2600 Geschlechtsapparate. Zur Demonstration des Vorgetragenen dienen 53 aufgelegte Mikrophotogramme, sowie eine Anzahl mikroskopischer Präparate.

Die ausgeflogenen Jungkäfer brüten nicht sofort nach der Entpuppung, sondern befallen zuerst die Kronen der Kiefern, bohren sich in die Zweigspitzen ein und fressen dieselben zu Hohlröhren aus. Diese brutlose, von mir zuerst genau verfolgte Lebensperiode hat man mit dem Namen Nachfraßperiode bezeichnet. Sie dauert bei uns in Deutschland normalerweise die ganze Zeit vom Ausflug

¹ Die detaillierte Beschreibung, welche BÖRNER in seiner morphologischen Darstellung bei *Ch. piceae* für das 4. Stadium seiner *hiemalis* (S. 139 u. f.) und für das 4. Stadium seiner *aestivalis* (S. 143) gegeben hat, paßt nur für die typische Zweighiernalismutter und für die typische Nadelaestivalismutter, nicht aber für alle Formen der *piceae-exulantes* I. und II. Generation. Wie schon oben erwähnt, können die Chitinschilder bis auf diejenigen am Kopfe reduziert sein und fast sämtliche Drüsenfelder verloren gehen.

der Jungkäfer bis zum Übergang zur Winterruhe, von Mitte Juni bis Mitte Juli etwa an bis wieder Ende Oktober bis Mitte November. Zur Winterruhe bohren sich dann die Käfer einzeln oder vergesellschaftlicht am Fuße gesunder Stämme bis auf den Splint ein. Hier verweilen sie, ohne zu fressen, bis die Frühjahrswärme sie zum Schwärmen und Brüten hervorlockt.

Die Ovarien der Jungkäfer zur Zeit des Verlassens ihrer Brutstätte machen einen völlig unreifen Eindruck. Differenzierte, mit Keimbläschen versehene Eianlagen sind noch nicht vorhanden. Die Eiröhren enthalten lediglich Geschlechtszellen, von denen der weitaus größere obere Teil sich zu Nährzellen, ein kleiner Teil zu den eigentlichen Eizellen umzubilden eben im Begriff sind. Zwischen ihnen und besonders unterhalb von ihnen befinden sich größere Mengen von kleinen Epithelzellen, das spätere sogenannte Follikelepithel.

Es dauert etwa 2 Monate, bis sich die ersten eigentlichen Ovarialeier, etwa 4—6 an der Zahl, in der bekannten perlschnurartigen Anordnung ausgebildet haben. Dieselben nehmen im weiteren Verlauf der Nachfraßperiode allmählich an Größe zu und vermehren sich erheblich an Zahl, so daß beim Übergang zur Winterruhe etwa 14—20 wohldifferenzierte Ovarialeier in jeder der 4 Eiröhren vorhanden sind. Im Verlauf der Winterruhe findet eine morphologisch bemerkbare Fortbildung in den Ovarien nicht statt.

Beginnende Bildung von Nahrungsdotter findet man gegen Ende des Triebfraßes zwar häufig, jedoch degenerieren derartige soweit fortgeschrittene Eier fast stets völlig und nur relativ selten finden sich im Frühjahr Eiröhren, deren älteste Eier Anfangsstadien von Nahrungsdotterbildung aufzuweisen haben.

Die Aufnahme von Fett, sowie die eigentliche Bildung von Nahrungsdotter beginnt erst nach Beginn der Brut auf Kosten der während der Anlage des Mutterganges aufgenommenen Nahrung.

Charakteristisch für das normale Aussehen des Protoplasmas der Eianlagen sowohl wie desjenigen der Nährzellen während der Nachfraßperiode ist bei Fixationen, welche möglichst alle Elemente der Eier konservieren — als solche dürfen wohl nur Osmiummischungen gelten — eine scheinbar völlige Homogenität. Doch ist dieselbe nicht immer vorhanden. Mitunter erscheint das Protoplasma einzelner Ovocyten, mitunter von einer größeren oder geringeren Zahl, schon während der Zeit des Triebfraßes und der Winterruhe zu einem derben weiten Maschenwerk aufgelockert.

Dieses Maschenwerk findet sich fast ausnahmslos in den Ovarien von Tieren vor, welche das Winterlager verlassen und zur Brut anfliegen. Fast ebenso regelmäßig kehrt es wieder in den Ovarien

abgebrunfteter Tiere, d. h. also von solchen Käfern, welche bereits eine Brutperiode hinter sich haben.

Man kann es auch künstlich erzeugen. Es entsteht stets in den Ovarialeiern von Weibchen, welche im Frühjahr nach der Ablage des ersten oder der ersten Eier ihrem Muttergang entnommen und dem Hunger ausgesetzt wurden.

Die Befunde, welche ich bei diesem Teil meiner Untersuchungen machte, scheinen mir sicher zu beweisen, daß überall dort, wo eine derartig weitmaschige Protoplasmastruktur in den Ovarialeiern bzw. im Endfach vorhanden ist, die Ovarien unter Hunger zu leiden haben.

Besonders bemerkenswert ist hierbei der Umstand, daß solche Hungererscheinungen auch während der Nachfraßperiode vorkommen und zwar bei Tieren, deren ganzer Darm vollgepfropft von Nahrungspartikeln ist, also bei Weibchen, die an sich an Mangel in der Ernährung nicht leiden können.

Eingangs habe ich gesagt, daß die Jungkäfer nach Verlassen ihrer Brutstätte die Triebe befallen und dort bis zum Übergang zur Winterruhe Nachfraß üben. Das braucht nicht immer der Fall zu sein, wenigstens nicht bei Versuchen im Zwinger. Bereits im Jahre 1905 habe ich darauf hingewiesen, daß man Jungkäfer auch sofort nach dem Verlassen ihrer Brutstätte mit Erfolg an Brutholz setzen kann. Ein Teil von ihnen wird auch dort geschlechtsreif und zwar erheblich schneller, als unter Bedingungen, wie sie draußen im Walde herrschen, bei uns im Hochsommer etwa in 3—4 Wochen.

Jedoch zeigen derartige Zwingerzuchten — völlig im Freien ist von weit über 1000 zu Zuchten verwandten Käfern nie ein Weibchen ohne Nachfraßperiode in den Trieben zur Brut geschritten — eine ganze Reihe von Abweichungen im Verhalten der Tiere vor sowie während des Ablaufs des Brutgeschäftes.

Daß bei derartigen Jungkäferzuchten sich Männchen wie Weibchen getrennt einbohren und getrennt Gänge fressen, um erst etwa nach 3—4 Wochen sich paarweise zu vereinen, kann bei der völligen Geschlechtsunreife der Tiere nicht weiter Aufsehen erregen. Anders ist es jedoch mit weiteren Momenten.

Je schneller die vorzeitige Geschlechtsreife bei solchen Zwingerbruten eintritt, je weniger Fortschritte hat die äußere Verfärbung unserer Tiere gemacht. Die am schnellsten geschlechtsreif gewordenen Tiere waren sogar noch völlig gelb, wie zur Zeit des Ausfluges, während Jungkäfer, welche in den Trieben fressen, häufig schon ihre völlige Verfärbung vollendet haben, wenn in den Ovarien die ersten winzigen Keimbläschen auftreten.

Der Fettkörper, der bei normal brütenden Tieren draußen im Walde oder im Zwinger eine intensiv orangegelbe Färbung besitzt, ist hier noch völlig weiß, in manchen Fällen besitzt er einen leichten Anflug von ganz hellem Gelb. Dasselbe ist der Fall mit dem Sekret der Kittdrüsen und der Farbe der Hoden der Männchen, die zur Zeit des Beginnes der Eiablage einen kümmerlichen, nur halbreifen Eindruck darbieten.

Die Tiere bohren sich nur ungern ein, setzt man sie in vorgebohrte Löcher, verlassen sie dieselben häufig. Von denen, welche darin bleiben, stirbt ein mehr oder minder großer Teil, wie denn die Sterblichkeit der zu derartigen Zuchten verwendeten Käfer eine ganz abnorm große ist.

Die weiblichen Organe weisen vielfach eine weit geringere Zahl von Ovarialeiern auf, andere haben wohl größere Mengen von Ovarialeiern, aber die reifsten degenerieren noch vor Beginn der Eiablage genau wie die ältesten Eianlagen von Tieren aus Trieben, noch bevor sie mit dem Aufbau von Nahrungsdotter begonnen haben. Bei anderen wieder geht die Entwicklung gar nicht so weit und es finden sich ohne vorherige Eiablage Degenerationsstufen vor, wie sie unter normalen Verhältnissen nur Käfer aufweisen, die eine mehrfache Brut hinter sich haben.

Noch andere zeigen starke Hungererscheinungen maschenförmiger Struktur, wie ich sie oben schilderte, in den jüngeren Ovarialeiern, in den am weitesten fortgeschrittenen Eiern noch andere Erscheinungen, so die Bildung von Eiweißkristallen, den sogenannten Dotterkernen, auf der Basis ehemaliger Dotterschollen, mehr oder minder geschrumpfte, in der Rückbildung begriffene Eier, Reste völlig degenerierter Eier in den Ovidukten, alles Zustände, die sich bei Hungertieren künstlich erzeugen lassen.

Besonders hervorzuheben ist der Umstand, daß sogar Weibchen, welche ohne Männchen angesetzt wurden und bei denen eine Begattung ausgeschlossen war, Eier abgelegt haben. Bemerkenswert ist das deshalb, weil bei Zuchten mit normal entwickelten Käfern isolierte Weibchen ausnahmslos nur dann zur Eiablage schritten, wenn sie Sperma im Receptaculum hatten, also vor der Eiablage begattet waren. Der Drang zur Eiablage muß also bei Zuchten eben geschilderter Art weit größer sein, als unter normalen Bedingungen draußen im Walde.

Alle diese Erscheinungen beweisen, daß bei vorzeitig durch sofortiges Ansetzen der Käfer an Bruthölzer hervorgerufener Geschlechtsreife die Ovarien häufig an Hunger zu leiden haben trotz reichlicher Ernährung und trotzdem man auch

bei diesen Tieren den ganzen Darm vollgepfropft von Nahrung fand. Die Folgen dieser Hungererscheinungen zeigen sich in Störungen bei der Eiablage, einmal in der häufig relativ geringen Zahl abgelegter Eier während einer Brutperiode, weiterhin in der Ablage ganzer Reihen eingeschrumpfter, zur Entwicklung untauglicher Eier, in dem Vorkommen von Muttergängen mit teilweise leerstehenden Eigrübchen, alles Vorkommnisse, wie ich bei Zuchten mit normal herangereiften Käfern nicht habe beobachten können.

Wie ich als Erster zeigen konnte, sterben die Borkenkäfer nicht, wie man früher fast allgemein annahm, nach ihrer ersten Eiablage, sondern sie sind imstande, mehrfach zu brüten, und sind sogar fähig, ihr Leben in ein zweites Brutjahr hinein zu verlängern.

Anfangs hatte ich auf Grund rein anatomischer Untersuchung der Geschlechtsorgane von Käfern, die draußen im Walde den Gängen bzw. den Trieben entnommen wurden, geglaubt, daß zwischen zwei Bruten von *M. piniperda* immer eine mit Regeneration der abgebrunfteten Geschlechtsorgane begleitete Fraßperiode in den Trieben verbunden sein mußte. Etwa 40 Zuchtversuche mit abgebrunfteten Altkäfern belehrten mich, daß dem nicht so ist. Die Regenerationsfraßpause ist vielmehr nicht unbedingt nötig. Nach der ersten Brut kann sie verhältnismäßig kurz sein, bei einer Reihe von Weibchen sogar völlig fehlen, nach einer weiteren Brut hält sie aber an bis zum Übergang zur Winterruhe. Die Regenerationsfraßperiode braucht auch nicht immer in den Trieben stattzufinden, sie kann auch an Bruthölzern vor sich gehen, aber solche stets an Bruthölzer gehaltene Muttertiere sterben stets vorzeitig.

Zu einer normalen dritten Brut ist bei mir keiner der ständig an Bruthölzern gehaltenen Käfer geschritten. Meist fraßen sie in der letzten Zeit spärlich und kamen fast täglich aus ihren Gängen hervor. Immer wieder hineinbefördert, starben sie nach kürzerer Zeit inner- oder außerhalb derselben. Den Juli hat keiner überlebt, viele starben sogar schon früher, während man draußen im Walde bis zum Übergang zur Winterruhe Weibchen findet, welche mit der Regeneration ihrer Geschlechtsorgane beschäftigt sind. Noch im Winterlager sind solche alten Tiere mit zum Teil völlig regenerierten Ovarien nicht allzu selten und unter den im Frühjahr zur Brut anfliegenden habe ich mehrfach alte Käfer gefunden, welche im Vorjahr bereits gebrütet hatten. Sie sind auch dann noch leicht von jungen, schon begatteten zu unterscheiden, weil ihre Kittdrüsen starke Reste des zähen orangegelben Sekrets enthalten, welches stets erst auftritt beim Beginn der ersten Brutperiode.

Wir finden also auch bei den Altkäfern ganz analoge Erschei-

nungen, wie ich sie bei der Darstellung der Verhältnisse im Leben der Jungkäfer zu schildern versuchte. Die Degeneration der Geschlechtsorgane solcher lediglich an Bruthölzern gehaltener Altkäfer hatte im Durchschnitt weitere Fortschritte gemacht, als ich sie in den Ovarien von Tieren, welche draußen im Walde ihre zweite Brut vollendet hatten, gefunden habe, und es fanden sich unter ihnen Degenerationsstadien vor, wie ich sie draußen nur bei den Trieben entnommenen Muttertieren gefunden hatte.

Die Regenerationsfraßperiode der Altkäfer in Trieben muß eigentlich in zwei Perioden zerlegt werden. In eine solche, in der die durch die Brut geschädigten Geschlechtsorgane noch einer weiter, häufig sehr weit fortschreitenden Degeneration anheimfallen. Eine Ausnahme machen hierbei die Epithelzellen. Sie können während dieser Zeit sich durch Kernteilung vermehren, genau wie ich auch noch Kernteilungen im jüngeren Follikelepithel von Weibchen vorfand, die bereits eine 4 tägige Hungerperiode hinter sich und starke Reduktionen der Ovarialeier aufzuweisen hatten.

Als zweite Periode des Regenerationsfraßes wäre diejenige zu bezeichnen, in der ein Wiederanwachsen der reduzierten Eiröhren stattfindet, ganz analog derjenigen von mit Nachfraß in den Trieben beschäftigten Jungkäfern.

Die erste Regenerationsperiode dient dazu, den von der Brut erschöpften Organismus wieder in einen Zustand zu versetzen, der ihm ermöglicht, ohne Gefahr für seine Weiterexistenz die Anstrengungen einer weiteren Eiablageperiode auf sich zu nehmen.

Wenn ich all das gesagte noch einmal kurz zusammenfassen darf, so kann es etwa mit folgenden Worten geschehen.

Der Fraß an Bruthölzern begünstigt die Geschlechtszellen unserer Tiere gegenüber den somatischen sowohl bei Jung- wie bei Altkäfern. Er führt jedoch infolge dieses Umstandes eine starke Schwächung sowohl des jugendlichen wie des älteren Organismus herbei und führt ihn so einem vorzeitigen Untergang entgegen.

Die Triebnahrung enthält in sich andere Bedingungen oder führt solche erst im Organismus herbei. Hier werden die Körperzellen entschieden begünstigt, was insbesondere durch die sehr langsame Entwicklung der Genitalien in den Trieben, sowie durch das Auftreten von Hungererscheinungen in den Ovarien selbst solcher triebfressenden Tiere zum Ausdruck gelangt, welche noch vor ihrer ersten Brut stehen.

Alle Pausen zwischen zwei Brutten alter Tiere und alle Degenerationserscheinungen, die in Ovarien alter und junger

Tiere vorkommen, sind als Hungererscheinungen aufzufassen. Letztere sind fast ausnahmslos künstlich durch Hunger hervorzurufen.

Zum Schluß möchte ich mir noch zwei Bemerkungen erlauben.

I. Gestern habe ich zum Vortrag von HENNINGS bemerkt, daß eine ganze Reihe Einwände und Bedenken gegen denselben erhoben werden müssen und daß ich mir ein kurzes Eingehen auf einiges von HENNINGS vorgebrachtes für meinen heutigen Vortrag vorbehalten möchte. In Anbetracht der vorgerückten Zeit glaube ich darauf verzichten zu müssen. Ich bin dazu um so eher imstande, als ich den von mir vertretenen Standpunkt erst in allerletzter Zeit in einer ausführlicheren Publikation im »Forstwissenschaftlichen Zentralblatt« (1908, Februar-Aprilheft) dargelegt habe.

II. Unter den ausgelegten Photogrammen finden sich 6, die den mehr rein physiologischen Teil meiner Untersuchungen, den ich hier nicht berührt habe, betreffen.

Aus den mit Alkohol und Äther ausgezogenen sowie mit Pepsin verdauten Präparaten geht hervor, daß die Ovarien große Mengen von Cholesterin und Lecithin enthalten, daß diese Stoffe im Hungerzustande der Ovarien sehr schnell schwinden, daß das beim Hunger zutage tretende großmaschige Netz zum großen Teil aus Nucleoalbuminen, also phosphorsäurehaltigen Eiweißverbindungen bestehen, daß diese Nucleoalbumine sehr lange der Degeneration Widerstand leisten und daß endlich, sind sie einmal stark im Schwinden begriffen, ein völliger Zerfall des betreffenden Eies die Folge ist.

Herr LAMPERT (Stuttgart) demonstriert und erläutert eine interessante Psychidenlarve aus Ostafrika.

Vortrag des Herrn KLUNZINGER (Stuttgart):

Über neue Funde von schwarzen Grasfröschen.

(Mit 1 Figur im Text.)

Hier einige Worte zur Erläuterung der von mir ausgestellten Frösche. Der eine Frosch ist der von mir schon mehrfach, z. B. bei der Tübinger Versammlung der Deutschen Gesellschaft 1904 vorgezeigte Grasfrosch mit tief tinten- oder pechschwarzem Rücken, das Schwarz unterbrochen von gelblichen Netzlينien. Er wurde 1902 von † Sanitätsrat Dr. W. STEUDEL in Klosterreichenbach im Murgtal bei Freudenstadt gefunden. Abgebildet in Farbendruck ist er in den Berichten der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. 1906; die Färbung sollte indessen noch tiefer schwarz sein, sie ist etwas zu bräunlich geworden. Ich habe

den Frosch dort als *aberratio reichenbachensis* bezeichnet. Dieser Frosch gab mir Veranlassung zu weiteren Studien über den Melanismus überhaupt¹.

Seitdem ging ich darauf aus, noch andere melanische Frösche besonders aus dieser Gegend zu erhalten. Ich habe darüber in oben genannter Schrift 1906 berichtet. Als eine günstige Gelegenheit, eine größere Anzahl von Grasfröschen aus jener Gegend zu sehen, da sich diese in der Sommerszeit zerstreuen und dann nur noch vereinzelt zu finden sind, wartete ich die Laichzeit im ersten Frühjahr ab, wo sich diese Tiere in größeren stehenden Gewässern, in Teichen zur Laichablage sammeln. Da sie hier den Fischen schädlich werden, indem die Männchen, wenn sie nicht sofort ein Weibchen finden, infolge eines »perversen Triebs«, auch auf Fische sich setzen, diese umarmen und erwürgen oder ihnen die Augen eindrücken, so sind ihnen die Fischzüchter sehr abhold und töten sie, was am besten mittelst Ablassens der Teiche geschieht, womit zugleich auch eine allgemeine Frühjahrsreinigung der Teiche und ein Fischfang zum Verkaufe verbunden wird. Ich ließ mich daher von dem Tag dieser Reinigung durch den Fischzüchter GRAF in Friedrichstal bei Freudenstadt benachrichtigen und stellte mich dort am Gründonnerstag, 28. März 1907, ein. Ich fand hier in der Tat Hunderte laichender Grasfrösche, von denen ein großer Teil, etwa $\frac{1}{3}$, eine auffallend dunkle Färbung zeigte, die anderen hatten die mehr typische braune Färbung mit schwarzen Flecken, wie sie Fig. 1 auf Taf. 4 der oben erwähnten Schrift 1906 zeigt und gehörten der Bauchfärbung nach zu *var. rubriventris Fatio*. Einer der Frösche war fast ziegelrot, wie einen solchen RÖSEL Tafel 3 Fig. 40 abbildet.

Von den mehr melanischen Fröschen, welche der Bauchfärbung nach teils zur Serie *flaviventris Fatio*, teils zu *rubriventris* (was nach Fatio selbst mehr ein Jahreszeitenunterschied ist) und zu *var. obtusirostris* gehörten, glichen einige der Abbildung 2 auf Taf. IV, mit Neigung der Rückenfarbe ins Olivengrüne, aber mit weniger zahlreichen schwarzen Flecken. Andere waren mehr oder weniger dunkel auf dem Rücken, mit oder ohne schwarze Flecken, einige Exemplare waren gleichmäßig schwarz am Rücken, ohne Flecken, doch nicht eigentlich pechschwarz; ein derartiges Exemplar wurde frisch fotografiert. S. umstehende Textfigur².

¹ Jahresh. des Ver. f. vaterl. Naturk. in Württ. 1903.

² Die hellen Stellen sind sogen. »Lichter«: Folge der Feuchtigkeit der Oberfläche.

In demselben Teich fanden sich auch zahlreiche mehr oder weniger schwarze Bachforellen, wie sie in manchen Bächen dieser Gegend vielfach vorkommen, sowie schwärzliche Bachsaiblinge und Regenbogenforellen. Von den Fröschen nahm ich einige in Kopulationsstellung in feuchtem Moos nach Hause; dort in Spiritus gesetzt, behalten sie diese Stellung; vorher chloroformierte aber gingen auseinander.



Am Gründonnerstag des folgenden Jahres, 16. April 1908, begab ich mich abermals nach Friedrichstal zum Ablassen der GRAFSCHEN Fischteiche, es fanden sich aber nur wenige Frösche vor, auch wurden die Teiche nur teilweise abgelassen.

Dagegen bekam ich acht Tage darauf von Oberförster HOFMANN in Klosterreichenbach, der auch Fischzüchter ist und Teiche besitzt

und mit dem ich mich vorher ins Einvernehmen gesetzt hatte, bei Gelegenheit der Frühjahrsreinigung seiner Fischteiche und nachdem ich ihm meine Schrift von 1906 mit der Abbildung der aberr. reichenbachensis geschickt hatte, in der Tat diese »aberratio« fast genau so wieder: eben die Form, nach der ich seit sechs Jahren gefahndet hatte: nämlich mit pechschwarzem Rücken, teils ungefleckt, teils mit vielen gelblichen Labyrinthlinien (nicht Netzlilien wie beim STEUDELSchen Frosch) oder mit einigen wenigen gelben Flecken und Augenflecken. Die Seiten und Beine waren gelblich und schwarz gefleckt und gebändert. Bauch gelblich (flaviventris). Drei Exemplare davon waren lebendig, eins kam tot an, es wurde schon vor der Absendung aus Versehen getötet. So ist also jener STEUDELSche Frosch kein Unikum mehr, sondern eine allerdings seltene Lokalförmung reichenbachensis oder, wie ich sie auch nennen möchte, eine aberratio »picea« oder Pechfrosch«, wenn es erlaubt ist, solche Varietäten umzutaufen.

Diese Seltenheiten hielt ich in einem Terrarium im Zoologischen Institut zwei Monate lang lebend, wo sie reichlich Regen- und Mehlwürmer bekamen. Ich tat dies, teils um festzustellen, daß jene Färbung nicht etwa eine vorübergehende Hochzeitsfärbung ist, teils um sie so der Deutschen Zoologischen Gesellschaft vorzeigen zu können, was auch geschah. Ich beabsichtigte dann, sie zu photographieren und dann erst in Formalin und später in Weingeist zu konservieren.

Leider aber geschah das Unglaubliche: als ich nach Schluß der Tagung den Diener des Instituts nach meinen Fröschen fragte, sagte er, er habe sie den Schlangen verfüttert, die eben zum Zweck der Präparierübungen für die Studierenden von Bozen angekommen waren und im Terrarium gehalten wurden; »ich habe ja gesagt, ich brauche die Frösche nur bis zur Tagung der Zoologen«. Glücklicherweise war nun doch der eine tot angekommene, in Formalin präparierte Frosch noch da, und der Wiederentdecker, Herr Oberförster HOFMANN in Klosterreichenbach, der ja jetzt weiß, auf was es ankommt, will aufs Neue auf den »Pechfrosch« fahnden, und bei dem Ablassen seiner Teiche im nächsten Frühjahr mit besonderem Eifer auf diese Frösche achten, und womöglich werde ich dann selbst hingehen: gibt es ja in der Zoologie nicht leicht Unica, wie in der Paläontologie.

Was die Frage der Ursache des Melanismus dieser Frösche betrifft, so kann ich auch jetzt noch nichts Beweisendes und Sicheres anführen. In meiner letzten Schrift 1906 glaubte ich dem Moorgrund und den Humussäuren einen gewissen direkten oder indirekten Einfluß zuschreiben zu dürfen. SIMROTH findet bei den Nacktschnecken

(*Arion ater*), daß die tiefe Schwarzfärbung als Schutz gegen die Kälte diene (Zunahme mit der Meereshöhe und gegen Norden), zumal damit auch eine derbere Haut verbunden sei, was außerdem einen Schutz gegen Feinde gewähre. Bei den Fröschen, wo sie auch nicht so durchgängig vorkommt wie bei Arion im oberen Murgtal, sondern mehr vereinzelt, scheinen die Ursachen mehr lokaler Art zu sein. Für den »Pechfrosch« von Klosterreichenbach insbesondere gab mir Herr Oberförster HOFMANN an, daß seine Fischteiche auf früheren Meilern (Kohlenbrennereien) liegen und daher noch einen schwarzen Grund haben.

So oder so aber hat der alte Juvenal nicht ganz Recht, wenn er das Vorkommen von schwarzen Fröschen, allerdings zunächst für die Unterwelt, leugnet, in seinen Satiren II S. 149—152:

»Daß es Manen gibt und unterirdische Reiche
Einen Cocytus, auch im Strudel des Styx schwarzhäutige
Frösche,
Und daß über den Strom ein Kahn die Tausende setzt
Glauben unmündige Knaben allein«.

Herr ESCHERICH (Tharandt): Blick in die Königinzelle von *Termes bellicosus* (Erläuterung von Demonstrationen und Abbildungen).

Vortrag des Herrn R. WOLTERECK (Leipzig):

Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden.

(Aus der Biolog. Station Lunz, N.-Ö.)

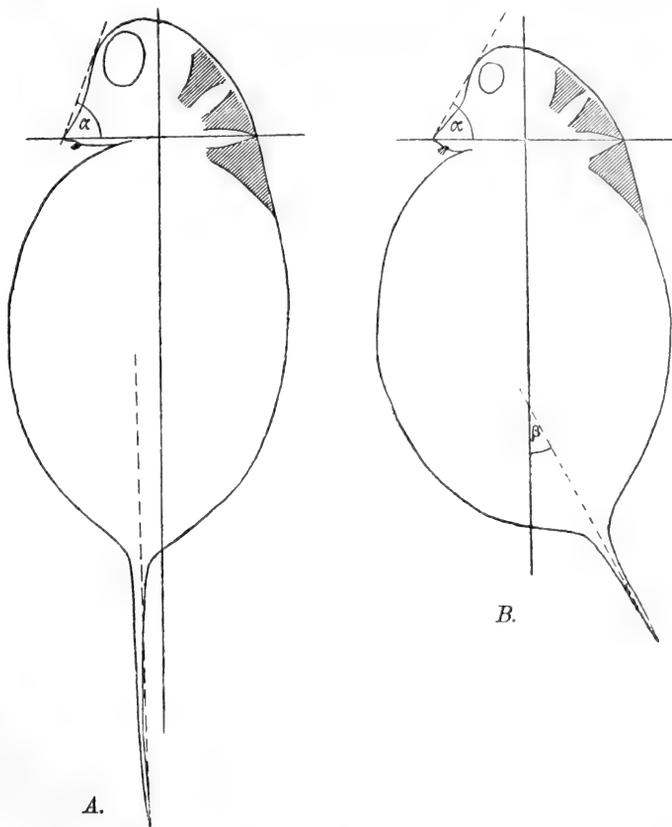
(Mit 1 Figur im Text.)

[Vortr. gibt an dieser Stelle nur eine Übersicht einiger Hauptpunkte und verweist auf die ausführliche illustrierte Darstellung, welche in der »Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie« erscheinen wird.]

1. Anlaß und Ziel der experimentellen Untersuchung: Feststellung des Verlaufs und der Ursachen von Artveränderungen bei Tieren, und zwar zunächst im einfachsten Falle: bei solchen Tieren, welche sich parthenogenetisch vermehren und deshalb in »reinen Linien« fortzüchten lassen.

2. Material: Neben zahlreichen andern Lokalrassen vor allem zwei Varietäten von *Daphnia longispina* (O. Fr. M.). Die eine (Fig. A) bewohnt den Obersee bei Lunz, die andere (Fig. B) den im gleichen Talsystem tiefergelegenen Untersee. Die Unterschiede zwischen beiden Formen betreffen: die Schalenlänge, Kopfhöhe, »Stirnwinkel« (α), Form des Rostrumansatzes (»Profil«), Augen-Durchmesser, Spinallänge, »Spinawinkel« (β), Färbung, Hyalinität der Schale u. a.

3. Erste Hauptfrage: Sind diese Lokalformen, wie gewöhnlich (besonders wegen der Ähnlichkeit mit Saisonformen) angenommen wird, nur »Standortsvarietäten«? D. h. sind sie erblich nicht-verschieden, und können sie jederzeit durch entsprechende Milieu-Änderung ineinander übergeführt werden?



Formunterschiede der beiden *Daphnia longispina*-Varietäten bei Lunz.

A. Obersee-Varietät, B. Untersee-Varietät. — Die Horizontallinie verbindet die Rostrumspitze mit der Grenze zwischen 2. und 3. Antennenmuskel, sie stellt die »Kopfbasis« dar. Die Vertikallinie bezeichnet die »Längsachse« des Tieres. α »Stirnwinkel«, β »Spinawinkel«.

Oder sind es erblich fixierte Elementararten (»kleine Arten«, Subspezies), die bei Aufzucht unter gleichen bzw. vertauschten Existenzbedingungen ihre Eigenart bewahren?

Es zeigte sich wider Erwarten, daß wir es mit wirklichen Elementararten zu tun haben. Bei sorgfältiger Vermeidung von Fehlerquellen (Reinkulturen nach einzelnen Weibchen) verliefen alle

Versuche im gleichen Sinne; so haben Oberseedaphnien, welche seit 2 Jahren in Unterseewasser und unter genau denselben Kulturbedingungen gezüchtet werden, welche für die parallel geführten Unterseekulturen gelten, noch heute keine wesentliche Veränderung ihrer Subspezies-Eigentümlichkeiten erlitten.

4. Zweite Hauptfrage: Sind diese Elementararten durch diskontinuierliche Variation (Sprungvariation, Mutation) entstanden, entsprechend den Vorstellungen vieler Botaniker (mit DE VRIES) und mancher Zoologen (MORGAN u. a.)? Oder läßt sich nachweisen, daß diese Lokalformen durch kontinuierliche Variation entstanden sind?

Um diese Frage zu beantworten, d. h. um eventuelle Übergangsformen — die für Mutanten ausgeschlossen sind — zu gewinnen, und zugleich, um alle sonstigen Formbildungsmöglichkeiten der beiden Varietäten zur Entfaltung zu bringen, wurde die Versuchsanordnung nun so getroffen, daß die Tiere nicht unter den so weit als möglich natürlichen Existenzbedingungen der beiden Seen kultiviert, sondern möglichst extremen Kulturbedingungen ausgesetzt, möglichst großen Milieu-Unterschieden unterworfen wurden (Temperatur, Wasserzusammensetzung, Licht, Ernährung. — Die Ernährung erwies sich dabei als der bei weitem wichtigste formbestimmende Faktor).

Es ergab sich, daß, was durch Vertauschung der natürlichen Existenzbedingungen sich nicht erzielen läßt, durch extreme und entgegengesetzte Ernährungsbedingungen in der Tat zu erreichen ist: eine immerhin weitgehende Annäherung der beiden Varietäten und damit eine kontinuierliche Reihe von künstlichen Übergangsformen. Die Veränderungen betreffen hauptsächlich die (überhaupt labilere) U. S.-Daphnia, die durch »Mästung« mit Algenkulturen in mehreren Punkten »O. S.-ähnlich« gemacht werden konnte, vor allem in: Schalenlänge, Kopfhöhe, Spinalänge, Spinalwinkel. In umgekehrtem Sinne ließ sich, aber in geringerem Maße, die O. S.-Varietät durch schwache Ernährung U. S.-ähnlich machen. Ein völliger Ausgleich der Unterschiede ist jedoch in keinem Falle zu erzielen; auch widerstanden andere Eigenschaften den Ausgleichsversuchen in höherem Maße als die vier genannten.

Jedenfalls aber genügen m. E. die künstlich erzielten »Übergänge« zwischen beiden Varietäten, um für deren Entstehung jede Art von diskontinuierlicher Variation auszuschließen.

5. Dritte Hauptfrage: Läßt sich ein direkter Zusammenhang zwischen den Formunterschieden der beiden Daphnia-Varietäten und dem Unterschied ihrer natürlichen Existenzbedingungen, also ein »direkter Milieueinfluß« nachweisen?

Wir sahen, daß O. S.-ähnliche U. S.-Daphnien durch überreiche Ernährung, U. S.-ähnliche O. S.-Daphnien (in geringerem Maße) durch Hunger erzielt werden können. Diese im Experiment direkt wirkenden extremen Ernährungsunterschiede sind nun nichts weiter als Übertreibungen der natürlichen Differenzen in beiden Gewässern. Es läßt sich konstatieren, daß im flachen, an organischer Substanz reichen Obersee den Tieren immer eine reichere Nahrung zur Verfügung steht und gestanden hat, als im tiefen und klaren Untersee. (Selbst im Winter, obwohl dieser am Obersee noch härter und länger regiert als unten im Tal, ist deshalb das Tierleben des kleineren Sees das reichere.)

Die beiden Lokalformen von *Daphnia longispina* sind demnach zwar sicherlich jetzt nicht mehr Standortvarietäten (in dem gebräuchlichen Sinn der nichterblichen Differenz), wohl aber sind es Elementararten, welche aus Standortvarietäten hervorgegangen sind (»fixierte Standortvarietäten«).

Die Mittelstellung dieser Daphniavarietäten zwischen echten Standortvarianten einerseits und ganz unabhängigen (etwa durch Mutation entstandenen) Arten andererseits läßt sich, wie Vortragender zeigte, am besten am Verhalten der Distributionskurven demonstrieren, die man für je ein derartiges Paar konstruieren kann und zwar jedesmal für schwache, mittlere und reiche Ernährung.

6. Abstammungsverhältnis. Es läßt sich zeigen, daß die U. S.-*Daphnia* mit großer Wahrscheinlichkeit von der O. S.-Form abstammt.

Alle *Daphnia*-Spezialisten sind aus tiergeographischen u. a. Gründen einig in der Ansicht, daß die großen und derben, hochköpfigen, großäugigen »typischen *longispina*«-Formen der flachen Gewässer die Vorfahren der kleineren, durchsichtigeren »*hyalina*«-ähnlichen Formen sind.

Die beiden Lunzer Formen haben nun manche gemeinsame Züge im Gegensatz zu *longispina*-Varietäten von anderen Fundorten, so daß eine direkte Verwandtschaft anzunehmen ist, die auch aus topographischen Gründen naheliegt. Der Untersee empfängt sein Wasser aus dem »Seebach«, der vom Obersee herabkommt und früher einen offenen Wasserlauf gebildet hat, dessen Bett jetzt noch bei Hochwasser gefüllt wird. Sonst versickert heute das Wasser kurz unterhalb des Obersees, um erst weiter unten im Tal (am Grunde des kleinen »Mittersees«) wieder ans Licht zu treten.

Dafür, daß auch in unserem Falle die »*hyalina*«-artige Varietät von der typischen »*longispina*« abstammt, spricht nun vor allem der Umstand, daß die U. S.-Form sich viel schneller und weitgehender der O. S.-Form annähern läßt als umgekehrt.

7. Ausdehnung der durch kontinuierliche Variation entstandenen Formenreihe von *Daphnia*. Rolle der Konvergenz.

Auch für die meisten anderen Lokalvarietäten von *Daphnia longispina* ist anzunehmen, daß sie »fixierte Standortsvarietäten« sind. Von Vortragendem und von Herrn Stud. WAGLER wurden eine Anzahl von Lokalformen der Umgebung Leipzigs geprüft. Dabei fanden sich Übergänge sogar zwischen *Daphnia pulex* und den gröberen Formen von *Daphnia longispina*; ferner weitere kontinuierliche Übergänge zwischen *longispina* und *hyalina-lacustris-galeata*; endlich, am Ende der ganzen Reihe, auch solche zwischen dieser letzten Formgruppe und »*Hyalodaphnia cucullata*«, der kleinsten und am meisten pelagisch differenzierten »Art«.

Demnach kann für die ganze, so außerordentlich formenreiche Gruppe der teich- und seebewohnenden Daphnien (exkl. *D. magna* aber vielleicht inkl. *D. pulex*) der Nachweis geführt werden, daß wir es mit einer einzigen »Art« zu tun haben, weil innerhalb deren Grenzen noch jede Diskontinuität, jede Lücke fehlt. Oder auch: mit einer überaus großen Anzahl von »Arten«, weil die Unterschiede — in sehr vielen Fällen wenigstens — erblich fixiert sind. Der Verlauf des Artbildungsprozesses läßt sich jedenfalls klar erkennen: zuerst waren es milieubedingte Standortsvarietäten, die dann unter dem Einfluß der Isolierung, der vorwiegend oder gar ganz parthenogenetischen Vermehrung und endlich der langdauernden Einwirkung je eines bestimmten Milieukomplexes zu erblich fixierten Elementararten wurden. Als die eigentliche Quelle der Artumwandlung läßt sich hier mit Sicherheit die kontinuierliche, vom Milieu abhängige Variabilität nachweisen.

Im Verfolg dieser Anschauungen müssen wir der Konvergenz bei der Erklärung des Formenreichtums und der gleichzeitigen Formenübereinstimmung (z. B. der lakustrischen Daphniden) eine überwiegende Bedeutung einräumen.

8. Rolle der Selektion. Ihr kann in diesem speziellen Falle, also bei der Ausbildung der äußeren Form der Daphniden nur eine sekundäre Bedeutung beigelegt werden, so sehr auch andere Eigentümlichkeiten der Daphniden durch Selektion bedingt sein mögen. Sie hat erstens ungeeignete, d. h. nicht anpassungsfähige¹

¹ »Anpassungsfähigkeit bedeutet hier nur die Möglichkeit, sich so zu verändern, daß Lebenstätigkeit und Fortpflanzung unter den neuen Verhältnissen gewahrt bleibt, also z. B. die Fähigkeit, den Stoffwechselhaushalt (durch Reduktion der Körperformen) für geringere Nahrungszufuhr dauernd einzurichten.

Tiere von der Besiedelung noch unbewohnter Wasserbecken ausgeschlossen; und zweitens unterdrückt sie die Ansiedlung fremder Varietäten in bereits von speziell angepaßten Daphnien bewohnten Gewässern. Sonst müßten wir in allen Seen gemischte Populationen verschiedener Herkunft erwarten, da die Mehrzahl der Formen über transportfähige Dauerstadien verfügt.

Im Besondern müßten wir in den beiden Lunzer Seen beide Daphnia-Formen vorfinden (ebenso wie 1906 im Mittersee U. S.-Daphnien vorkamen, die durch Enten hinauftransportiert sein mußten), wenn nicht die Eindringlinge gegenüber der eingesessenen, an die speziellen Existenzbedingungen angepaßten Population im Nachteil wären und daher regelmäßig ausgemerzt würden. Dazu kommt, daß vermöge der fabelhaften Vermehrungsfähigkeit der Daphnien in jedem von ihnen bewohnten Gewässer i. a. gerade soviel Individuen vorhanden sind, als dort zur Zeit genügende Nahrung finden.

9. Rolle der Sprungvariation. Ihr kann eine, indes nur sehr untergeordnete Bedeutung für die Artveränderung bei Daphnia nicht abgesprochen werden. Während die große Mehrzahl meiner Kulturformen auf dem Wege der kontinuierlichen Variation entstand, kam es doch in einigen wenigen Fällen zu plötzlichen Varianten, die ohne nachweisbaren Zusammenhang mit der Ernährung oder anderen Kulturbedingungen standen und die sich, was noch wichtiger ist, ohne Rücksicht auf die Kulturbedingungen, also sowohl bei schwacher als bei starker Ernährung vererbten. Eine solche »Mutation« zeigte das Rostrum nach unten gebogen und verlängert, zwischen die Schalen eingezogen. Der Schalenrand zeigte an der Berührungsstelle mit dem so verlagerten Vorderkopf jederseits eine Einkerbung.

Solche Mutationen dürfen zwar nicht mit den hier und da auftretenden nichterblichen Abnormitäten zusammengeworfen werden, können aber doch trotz parthenogenetischer Vermehrung für die Artbildung in der freien Natur wegen ihrer Unzweckmäßigkeit kaum Bedeutung erlangen (ebenso wie übrigens die meisten der Oenothera-Mutanten). Charakteristisch ist, daß solche Sprungvariationen in Kulturen auftraten, welche Depressionszustände hinter sich hatten oder sonstwie geschädigt waren. Unter ähnlichen Verhältnissen gab es auch sonstige Unregelmäßigkeiten: gleichzeitige Bildung von Subitan- und Dauereiern im gleichen Tier, Zwitterbildung u. a. —

Demnach kann der diskontinuierlichen Variabilität für das hier untersuchte Material (und wie ich glaube, für das Tierreich überhaupt) nur eine Nebenrolle gegenüber der kontinuierlichen milieubedingten Variation zugeschrieben werden.

Nachschrift bei der Korrektur:

Inzwischen ist ein Werk erschienen, das wie für die ganze Süßwasserplanktologie, so auch für unsere Kenntnis der pelagischen Cladoceren und ihrer Saison- und Lokalvariationen, eine neue Grundlage schafft (WESENBERG-LUND, II. Teil der Studien über das Dänische Süßwasserplankton). Ich werde später ausführlich darauf zurückzukommen haben.

Vortrag des Herrn F. BALTZER (Würzburg):

Über die Größe und Form der Chromosomen bei Seeigeleiern.

(Erläuterung zu den angekündigten Demonstrationen.)

Bei *Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus* treten in der Furchungsspindel während der Metaphase in jeder Chromosomentochterplatte zwei lange, an ihrem dem Pol zugekehrten Ende hakenförmig umgebogene Chromosomen auf. Dieselben konnten für *Strongylocentrotus* — bei *Echinus* war dies aus Mangel an Material nicht möglich — in Teilungsspindeln aller Stadien bis zum 32-Zellenstadium in gleicher Form, Zahl und, verglichen mit den übrigen Chromosomen, bedeutender Größe nachgewiesen werden. Der eine der beiden Haken stammt aus dem Spermakern, der andere aus dem Eikern. Dies wird dadurch bewiesen, daß in einer Spindel, welche lediglich das Chromatin eines Spermakerns enthält, nur ein Haken in jeder Tochterplatte, in dispermen Eiern dagegen entsprechend den drei Vorkernen drei Haken gefunden wurden.

Die Hakenform entsteht erst bei der Spaltung der Chromosomen. In die Äquatorialplatte treten nur stäbchenförmige, gerade oder leicht gebogene Elemente ein. Während sich aber die Radien der Sphären bei den meisten Chromosomen am einen Ende des Stäbchens anheften, setzen sie bei den in Rede stehenden Chromosomen an einen mittleren Bereich, etwa an der Grenze des ersten und zweiten Drittels an. Beim Auseinanderweichen der Spalthälften kommt dann die Hakenform zustande, indem die von den Spindelfasern besetzten Teile zuerst auseinanderweichen.

Neben diesen in allen Eiern gleich auftretenden, charakteristischen Elementen findet sich in allen Serien in einem Teil der Eier ein unpaares, durch seine Form kenntliches Chromosoma. Dasselbe ist bei *Strongylocentrotus* hakenförmig, von den bisher besprochenen Haken aber durch seine Kürze unterschieden; bei *Echinus* hat es die Form eines ganz kurzen, gedrungenen Hufeisens. Für *Strongylocentrotus* konnte dieses Element auch in einer Anzahl von 2-Zellenstadien und zwar jeweilen in beiden Spindeln, ferner in Spindeln

einiger 8-Zellenstadien nachgewiesen werden. Beobachtungen an bastardierten Eiern $\frac{\text{Strong. } \sigma^{\uparrow}}{\text{Echinus } \text{♀}}$, welche mir Herr Professor BOVERI freundlichst zur Verfügung stellte, machen es für Echinus wahrscheinlich, daß das unpaare Element aus dem Eikern stammt. Es ist anzunehmen, daß diesem Chromosoma in denjenigen Spindeln, wo es vermißt wird, ein stäbchenförmiges Element entspricht, denn die Gesamtzahl der Chromosomen scheint überall die gleiche zu sein.

Vielleicht darf in Hinblick auf die Beobachtungen, welche bei Insekten in neuerer Zeit gemacht worden sind, die Vermutung ausgesprochen werden, daß wir es hier mit einem Chromosoma zu tun haben, welches bei der Geschlechtsbestimmung eine Rolle spielt.

Vortrag des Herrn C. B. KLUNZINGER (Stuttgart):

Die Trommelsucht der Kropffelchen oder Kilchen (*Coregonus acronius* Rapp).

Nachträglich schreibt der Herr Vortragende, daß seine in der Versammlung vorgetragenen Anschauungen und Betrachtungen durch einen neuerdings, am 14. Juli d. J. in Friedrichshafen am Bodensee gemachten Besuch wesentlich geändert werden müssen. Diese Fische kommen, was auch die allgemeine Meinung der Fischer und der Zoologen seit Siebold ist, schon aufgebläht an die Oberfläche und blähen sich nicht erst an der Luft auf. Es wurde dies vom Vortragenden festgestellt, indem er die Fische, ehe sie noch an die Luft kamen, unter Wasser in den Maschen des Senknetzes steckend, längere Zeit in nächster Nähe und mit Nachhilfe der Hand beobachtete, auch eine Dekapitation unter Wasser vornahm, und den aufgeblähten Bauch sofort an dem noch frischen Fisch aufschnitt, wo dann die prall gefüllte Schwimmblase sich zeigte.

Allerdings ist die Anschwellung nicht bei allen Kilchen gleich: bei manchen, namentlich kleineren, ist sie schwach, oft kaum merkbar, ebenso bei im Netz steckenden toten Fischen, am größten bei durch die Fäden des Netzes stark eingeschnürten. Auch die gleichzeitig mit den Kilchen gefangenen Gangfische zeigten öfter eine leichte Anschwellung des Bauches.

Das Setzen auf Kilchen in dieser Jahreszeit mit dem Grundnetz geschieht hauptsächlich während der Vollmondszeit, z. B. 10.—14. Juli 1908, da es dann wegen der Helligkeit der Nächte nichts ist mit dem sonst weit ergiebigeren und gewinnreicheren Blaufelchenfang mittelst Schwebnetzes. Hierbei werden dann auch viele Gangfische und einige meist kleinere Blaufelchen neben den Kilchen gefangen,

zumal wenn das Grundnetz auf unterseeische Bodenerhöhungen, sog. »Berge«¹ zu liegen kommt, oder dasselbe in geringere Tiefe gesetzt wird.

Prof. HOFER (München): bestätigt die von dem Herrn Vortragenden gemachte Beobachtung, daß die Kilche sich teilweise erst an der Oberfläche aufblähen. Die Erklärung liegt aber darin, durch die Bauchdecken der Fische zunächst der Ausdehnung der Schwimmblase entgegenwirken, bis sie dann rasch erschlaffen, sowie die Fische an die Luft kommen und in wenigen Minuten ersticken. Die Aufnahme von Luft durch den Ductus pneumaticus aus der Luft ist eine physikalische Unmöglichkeit, da in der Schwimmblase ein großer Überdruck von 3—4 Atmosphären herrscht.

Demonstrationen:

Herr NÜSSLIN (Karlsruhe): Zur Biologie von *Chermes piceae*.

Herr ESCHERICH (Tharandt): Blick in die Königszelle von *Termes bellicosus*.

Herr FRANZ (Helgoland): Der Fächer im Auge der Vögel.

Herr H. GLAUE (Marburg): *Oxyuris vermicularis* im Wurmfortsatz.

Herr E. KNOCHE (Stuttgart): Insektenovarien unter verschiedenen Bedingungen.

Herr V. HAECKER (Stuttgart): Axolotl-Kreuzungen.

Herr HARMS (Marburg): Einige Stadien aus der Metamorphose und dem Parasitismus von *Margaritana* und anderen Unioniden.

Herr KLUNZINGER (Stuttgart): Über die Trommelsucht der Kropffelchen.

Ders.: Neue Fälle von Melanismus bei Grasfröschen.

Herr E. LINK (Tübingen): Über die Stirnangen der Orthopteren.

Herr R. LAUTERBORN (Heidelberg) und Herr E. WOLF (Frankfurt a. M.): Schlammcysten von *Canthocamptus* aus dem Bodensee (Untersee).

Herr WOLF (Frankfurt a. M.) und Herr LAUTERBORN (Heidelberg):

Die Cysten gehören einem Harpacticiden, *Canthocamptus mikrostaphylinus* Wolf, an, der in einer aus einem abgesonderten Drüsensekret gebildeten Doppelhülle eine mehrere Monate andauernde Sommerruhe verbringt. Das Material wurde von Professor LAUTERBORN aus dem Schlamm des Bodensees in 10—20 m Tiefe im Sommer 1907 gesammelt.

Herr F. BALTZER (Würzburg): Über die Größe und Form der Chromosomen in Seeigeleiern.

¹ KLUNZINGER, Ergebnisse der neueren Bodenseeforschungen, im Archiv für Hydrobiologie und Planktenkunde, 1906, S. 112.

Herr LAMPERT (Stuttgart) demonstrierte ein interessantes Phryganeengehäuse von Westafrika.

An Muscheln aus dem Sanagafluß in Kamerun, welche sich unter einer reichen, von Prof. Dr. HABERER, kaiserl. Regierungsarzt in Kamerun, dem k. Naturalienkabinett in Stuttgart geschickten Sammlung zoologischer Gegenstände von Kamerun befanden, entdeckte der Redner einige Exemplare eines kleinen, aus feinen Sandkörnern gebauten Phryganeengehäuses von eigentümlicher Form. Im Gegensatz zu den sonst röhrenförmigen Gehäusen dieser Insektenlarven sind die Gehäuse vom Sanagafluß spiralig aufgewunden und schließen sich dadurch der Gattung HelecoPsyche an. Eine eingehende Schilderung dieses Gehäuses einer wohl neuen Art wird an anderer Stelle erfolgen.

Am Ende der 4. Sitzung schloß der Herr Vorsitzende die sehr zahlreich besuchte und höchst anregend verlaufene Versammlung. Nach der am Nachmittag vorgenommenen Besichtigung der Sehenswürdigkeiten der Stadt vereinigte ein gemeinsames Mittagessen um 6 Uhr die Mitglieder der Gesellschaft. Am Freitag fand der gut besuchte und vom Wetter sehr begünstigte Ausflug nach Urach statt, womit die Versammlung nach einem letzten Zusammensein der noch anwesenden Teilnehmer in Stuttgart ihr Ende erreichte.

Verzeichnis der Mitglieder 1908/1909¹.

* = lebenslängliches Mitglied.

A. Ordentliche Mitglieder.

1. Abel, Dr. Othenio, Universitäts-Professor . . . Wien XIII, Jenullgasse 2.
2. *Agassiz, Professor Alex. Cambridge, Mass., Museum of
Comp. Zoology, Harvard College.
3. *v. Apáthy, Professor Dr. St. Kolozsvár (Klausenburg).
4. Apstein, Professor Dr. C. Kiel, Gerhardstr. 90.
5. Augener, Dr. Hermann, Volont. Assist. Zoolog. Institut Göttingen.
6. Baltzer, Dr. F. Würzburg, Zoolog. Institut.
7. Barthels, Dr. phil. Ph. Königswinter a/Rh., Hauptstr.
8. Bergh, Professor Dr. R. Kopenhagen, Malmögade 6.
9. *Bergmann, Dr. W. Eigenheim bei Wiesbaden.
10. Berndt, Dr. Wilh., Abteilungsvorsteher am
Zoolog. Institut Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
11. *Blanchard, Professor Dr. Raphael Paris, 226 Boulev. St.-Germain.
12. *Blasius, Geh. Hofrat Professor Dr. W. Braunschweig, Gaußstr. 17.
13. Blochmann, Professor Dr. Fr. Tübingen.
14. Böhmig, Professor Dr. L. Graz, Morellenfeldg. 33.
15. *Borgert, Privatdozent Dr. A. Bonn, Kaufmannstr. 45.
16. Börner, Dr. C. St. Julien bei Metz.
17. *Böttger, Professor Dr. O. Frankfurt a/M., Seilerstr. 6.
18. *Boveri, Professor Dr. Th. Würzburg.
19. *Brandes, Privatdozent, Direktor des Zoolog.
Gartens, Dr. G. Halle a/S., Luisenstr. 3.
20. *Brandt, Professor Dr. K. Kiel, Beseler Allee 26.
21. *Brauer, Professor Dr. Aug., Direktor des Zoo-
logischen Museums. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
22. Braun, Professor Dr. M. Königsberg i/Pr., Zoolog. Museum.
23. Bresslau, Dr. Ernst, Privatdozent Straßburg i/E., Zool. Institut.
24. Brüel, Dr. L. Halle a. S., Zool. Institut.
25. v. Brunn, Dr. M. Hamburg, Naturhistor. Museum.
26. *Bütschli, Geh. Hofrat Professor Dr. O. Heidelberg.
27. *v. Buttel-Reepen, Dr. H. Oldenburg, Gr.
28. *Chun, Professor Dr. C., Geheimrat Leipzig, Zoolog. Institut.

¹ Abgeschlossen am 15. Juni 1908.

29. Collin, Dr. Anton. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
Museum für Naturkunde.
30. Cori, Prof. Dr. C. J., Zoolog. Station Triest, Passeggio S. Andrea.
31. *Dahl, Professor Dr. Fr. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Museum für Naturkunde.
32. *v. Dalla Torre, Professor Dr. K. W. Innsbruck, Claudiustr. 6 II.
33. Daudt, Dr. Wilhelm, Oberlehrer Mainz, Bingerstr. 15.
34. Deegener, Dr. P. Berlin, Niederschönhausen,
Lindenstraße 20.
35. Dingler, Dr. Max Würzburg, Marcusstraße 9 I.
36. *Döderlein, Professor Dr. L. Straßburg i/E., Akademiestr.
37. Doflein, Professor Dr. Franz, Konservator an
der Zool. Staatssammlung München, Franz Josef-Str. 7,
Gartenhaus.
38. Dohrn, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. A. Neapel, Stazione Zoologica.
39. Dohrn, Dr. Reinhard Neapel, Zoologische Station.
40. *Dreyer, Dr. Ludw. Wiesbaden, Schubertstr. 1.
41. *Driesch, Dr. Hans Heidelberg.
42. Duncker, Dr. G. Hamburg, Naturhistor. Museum.
43. *Eckstein, Professor Dr. K. Eberswalde bei Berlin.
44. Ehlers, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. E. Göttingen.
45. Eisig, Professor Dr. H. Neapel, Stazione Zoologica.
46. Escherich, Dr. K., Professor an der Forst-
akademie Tharandt.
47. *Field, Dr. Herbert H. Zürich-Neumünster.
48. Fischer, Professor Dr. G., Inspektor des Kgl.
Naturalienkabinetts Bamberg.
49. *Fleischmann, Professor Dr. A. Erlangen.
50. *Fraisse, Professor Dr. P. Jena, Sellierstr. 6 II.
51. *Franz, Dr. Viktor Helgoland, Biol. Station.
52. Freund, Dr. Ludwig, Assistent am K. K. Tier-
ärztlichen Institut der Deutschen Uni-
versität Prag II, Heinrichsgasse 9.
53. Friederichs, Dr. Karl, Assistent am Zool. In-
stitut der Landwirtschaftl. Hochschule Berlin N. 4, Invalidenstr. 42.
54. *Friese, H. Schwerin i/M., Kirchenstraße,
Friesenhaus.
55. Fritze, Dr. Ad. Hannover, Fundstr. 28 III.
56. *Fullarton, J. H. Edinburgh, Fishery Board of
Scotland.
57. Gerhardt, Dr. Ulrich, Privatdozent Breslau, Zoolog. Institut.
58. Giesbrecht, Dr. W. Neapel, Stazione Zoologica.
59. Glaue, Heinrich, Korvetten-Kapitän a. D. Marburg i. H., Zoolog. Institut.
60. Goldschmidt, Dr. R., Assistent am Zool. Institut München, Alte Akademie.
61. *Goette, Professor Dr. A. Straßburg i/E., Spachallee.
62. Gough, Dr. L., Assistent am Transvaal Museum in Pretoria.
63. *v. Graff, Hofrat Professor Dr. L. Graz, Attemsgasse 24.
64. *Grobben, Professor Dr. C. Wien XVIII, Anton-Frankg. 11.
65. Gross, Dr. Jul. Neapel, Zoolog. Station.
66. Gruber, Professor Dr. A. Freiburg i/B., Stadtstr. 3.

67. Grünberg, Dr. K. Zool. Museum Berlin N., Invalidenstr. 43. [Berlin NW. 52, Spenerstr. 32].
68. Gruner, Dr. Max. Brunewald b/Berlin, Königsallee.
69. *de Guerne, Baron Jules Paris, rue de Tourmon 6.
70. Guiart, Dr. J. Paris, 19 rue Gay-Lussac.
71. Günther, Dr. Konrad, Privatdozent Freiburg i. Br., Karlspl. 36.
72. *Häcker, Professor Dr. V. Stuttgart, Seestraße 44.
73. Haempel, Dr. Oskar, Assistent an der K. K. Landwirt. Chem. Versuchsstation Abt. für Fischerei Wien II, Trunner Str. 3.
74. Haller, Professor Dr. B. Heidelberg, Gaisbergstr. 68.
75. Hamann, Professor Dr. O. Steglitz b. Berlin.
76. *Hamburger, Dr. Clara, Assistent am Zoolog. Institut Heidelberg.
77. Hammer, Dr. Ernst Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Institut.
78. v. Hanstein, Professor Dr. R. Gr.-Lichterfelde, Karlstr. 40.
79. Harms, Dr. W., Assistent am Anatom. Inst. Bonn a/R.
80. Hartert, Dr. Ernst, Zoolog. Museum Tring, Herts., England.
81. *Hartlaub, Professor Dr. Cl. Helgoland, K. Biolog. Anstalt.
82. Hartmann, Dr. M., Hilfsarbeiter am Institut für Infektionskrankheiten Westend b/Berlin, Spandauerberg 9.
83. Hartmeyer, Dr. Robert Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zool. Museum.
84. Hasse, Geh. Med.-Rat Professor Dr. C. . . . Breslau, Anatom. Institut.
85. *Hatschek, Professor Dr. B. Wien IX, Maximilianplatz 10.
86. *Heider, Professor Dr. K. Innsbruck, Falkstr. 14.
87. v. Heider, Professor Dr. Arthur R. Graz, Maiffredygasse 2.
88. Hein, Dr. W., Wissenschaftl. Mitglied der K. Bayr. Biolog. Versuchsstation für Fischerei München, Prinz-Ludwigshöhe.
89. *Heincke, Professor Dr. Fr., Direktor der K. Biolog. Anstalt Helgoland.
90. Heine, Ferdinand, Amtsrat KlosterHadmersleben, Reg.-Bez. Magdeburg.
91. Heinroth, Dr. O. Berlin W. 62, Zool. Garten, Kurfürstenstr. 99.
92. Heller, Professor Dr. C. Innsbruck, Tempelstr. 10.
93. *Hempelmann, Dr. F. Neapel, Zoologische Station.
94. *Henking, Professor Dr. H. Hannover, Wedekindstr. 28.
95. *Hennings, Dr. C., Privatdozent Karlsruhe, Technische Hochschule.
96. Hermes, Dr. Otto Berlin NW. 7, Schadowstr. 14, Aquarium.
97. *Hertwig, Geheimrat Prof. Dr. R. München, Schackstr. 2.
98. Hess, Professor Dr. W. Hannover.
99. Hesse, Professor Dr. R. Tübingen, Gartenstr. 20.
100. v. Heyden, Professor Dr. L., Major a. D. . . . Bockenheim-Frankfurt a/M.
101. *Heymons, Professor Dr. Richard. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoologisches Museum.
102. *Hilger, Dr. C. Essen, Chausseestr. 12/14.

103. Hilzheimer, Dr. M., Privatdozent a. d. Technischen Hochschule Stuttgart, Naturhistor. Museum.
104. Hofer, Professor Dr. Bruno. München, Veterinärstr. 6.
105. Hoffmann, Dr. K. R. Basel, St. Alban-Anlage 27.
106. Hoffmann, Dr. R. W., Privatdozent Göttingen, Prinz Albrechtstr. 1.
107. Hoyle, William E., Director of the Manchester Museum Manchester.
108. Hüeber, Dr. Th., Generaloberarzt a. D. Ulm, Heimstr. 7.
109. Jacobi, Professor Dr. Arnold, Direktor des Kgl. Zoologischen Museums Dresden-Altstadt.
110. *Jaekel, Professor Dr. O. Greifswald, Zoolog. Institut.
111. *Janet, Charles, Ingénieur des Arts et Manufactures. Beauvais-Oise, Villa des Roses.
112. Japha, Dr. Arnold Königsberg i/Pr., Hinter Tragheim 2 I.
113. Imhof, Dr. O. Em. Windisch - Aargau b/Brugg i/Schweiz.
114. Jordan, H., Privatdozent Tübingen, Mühlstraße 14.
115. Kaiser, Dr. Joh. Leipzig-Lindenuau, Merseburger-
116. Kathariner, Professor Dr. L. Freiburg, Schweiz. [str. 127.
117. *v. Kennel, Professor Dr. J. Jurjew (Dorpat).
118. Klinkhardt, Dr. Werner Leipzig, Turnerstr. 22.
119. *Klunzinger, Professor Dr. C. B. Stuttgart, Hölderlinstr.
120. Kobelt, Dr. W. Schwanheim a/M.
121. *v. Koch, Professor Dr. G. Darmstadt, Victoriastr. 49.
122. *Kohl, Dr. C. Stuttgart, Kriegsbergstr. 15.
123. *Köhler, Dr. Aug. Jena, Löbdergraben 11.
124. Köhler, Professor Dr. R. Lyon, 18 rue de Grenoble, Monplaisir.
125. *Kolbe, Professor Dr. H. J. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Museum für Naturkunde.
126. Kollmann, Professor Dr. J. Basel, St. Johann 88.
127. *König, Professor Dr. A. Bonn, Koblenzer Str. 164.
128. Konow, Pastor Friedr. Wilh. Teschendorf b. Stargard i/Meckl.
129. *Korschelt, Professor Dr. E. Marburg i. H.
130. Kraepelin, Professor Dr. C., Direktor des Naturhistorischen Museums Hamburg
131. Krauß, Dr. H. A. Tübingen, Hafengasse 3.
132. Krimmel, Dr. Otto, Professor am höheren Lehrerinnen-Seminar Stuttgart, Neckar Str. 39 A.
133. Kühn, Dr. A. Freiburg i/B., Reiterstraße 10.
134. Kühn, Wirklicher Geh. Rat, Exzellenz, Professor Dr. J. Halle a/S.
135. Kükenthal, Professor Dr. W. Breslau, Zoolog. Institut.
136. Künkel, Carl, Seminarlehrer. Ettlingen [Pont.
137. Lameere, Professor Dr. Aug. Brüssel, 10 Avenue du Haut
138. Lampert, Studienrat Professor Dr. K. Stuttgart, Naturalienkabinett.
139. *Lang, Professor Dr. A. Zürich IV Oberstraß, Rigistr. 50.
140. Langhoffer, Professor Dr. Aug. Zagreb (Kroatien).
141. Lauterborn, Professor Dr. R. i/Heidelberg Ludwigshafen a/Rh.

142. Lehmann, Dr. Otto, Museumsdirektor . . . Altona.
143. Leiber, Dr. A., Lehramtspraktikant . . . Freiburg i/Br., Erwinstr. 10.
144. Leisewitz, Dr. Wilhelm, Kustos an der Zool.
Staatsammlung . . . München, Alte Akademie.
145. v. Lendenfeld, Professor Dr. R. . . . Prag.
146. Lenz, Professor Dr. H. . . . Lübeck, Naturhist. Museum.
147. v. Linden, Dr. Maria Gräfin, Abteilungs-
vorsteher am Hygien. Institut . . . Bonn a/Rh., Quantiusstr. 13.
148. List, Professor Dr. Th., Landes-Museum und
Technische Hochschule . . . Darmstadt, Stiftstr. 29.
149. Lohmann, Professor Dr. H., Zool. Institut Kiel.
150. *Looss, Professor Dr. A. . . . Cairo, School of Medicine.
151. *Ludwig, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. H. . Bonn, Colmantstr. 32. [heim 4.
152. *Lühe, Privatdozent Dr. M. . . . Königsberg i/Pr., Mitteltrag-
153. *Maas, Professor Dr. O. . . . München, Zoolog. Institut.
154. v. Mährenthal, Professor Dr. F. C. . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
155. Maier, Dr. H. N., Assistent am Zoolog. Institut München.
156. *Malsen, Dr. Hans Freiherr von . . . Malseneck, Post Kraiburg, Bayern.
157. *v. Marenzeller, Dr. Emil . . . Wien VIII, Tulpengasse 5,
k. k. Naturhist. Hofmus.
158. Martin, Dr. Paul, Professor der Tieranatomie
an der Universität . . . Gießen.
159. *Martini, Dr. E., Assistent am Anatom. In-
stitut . . . Rostock.
160. Matschie, Paul, Professor . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Museum für Naturkunde.
161. *Matzdorff, Dr. C. . . . Pankow b. Berlin, Amalienpark 4.
162. Meisenheimer, Professor Dr. Joh. . . . Marburg, Zoolog. Institut.
163. Merton, Dr. Hugo . . . Heidelberg, Zool. Institut.
164. Metzger, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. A. . . Hann. Münden.
165. *Meyer, Geh. Hofrat Dr. A. B. . . . Berlin W. 10, Hohenzollernstr. 17.
166. *Michaelsen, Dr. W. . . . Hamburg, Naturhist. Museum.
167. Milani, Dr. Alfons . . . Eltville.
168. Mrázek, Professor Dr. Alois . . . Prag II, 1807 Fügnerplatz.
169. *Müller, Professor Dr. G. W. . . . Greifswald, Brinkstr. 3.
170. Nalepa, Professor Dr. A. . . . Wien VI, k. k. Staatsgymnasium.
171. Neresheimer, Dr. Eugen, Assistent am Zoolog.
Institut d. Tierärztl. Hochschule . . . München.
172. Noetling, Hofrat Dr. Fritz . . . Baden-Baden, Bismarckstr. 19.
173. Nüßlin, Hofrat Professor Dr. O. . . . Karlsruhe, Parkstr. 9.
174. *Obst, Dr. Paul . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Zoolog. Museum.
175. Oka, Professor Dr. Asajiro . . . Tokyo, Japan, Koto Shihan-
Gakko.
176. *Ortmann, Dr. Arnold E. . . . Pittsburg, Pa., Carnegie Museum,
Shenley Park.
177. *Pappenheim, Dr. P. . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Zoologisches Museum.
178. Pauly, Professor Dr. A. . . . München, Rinmillerstr. 10 III.
179. *Penther, Dr. A. . . . Wien, k. k. Hofmuseum.

180. *Petersen, Mag. Wilh., Direktor der Petri
Realschule Reval.
181. *Petrunkevitch, Dr. Alexander, Privatdozent Short Hills, New Jersey.
182. *Pfeffer, Professor Dr. Georg Hamburg, Mühlendamm 1.
183. Philippi, Dr. Erich. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Institut.
184. Piesberger, Dr. med. F., Augenarzt. Berlin, Schellingstr. 19.
185. *Plate, Professor Dr. L., Direktor des Zool.
Instituts d. Landwirtschaftl. Hochschule Berlin NW., Beethovenstr. 1 III.
186. H. Prell. Loschwitz-Dresden, Schiller-
[straße 27.
187. Prowazek, Dr. Stanislaus Edler v. Lanov, Assi-
stent an der Abt. f. Protozoen im Reichs-
gesundheitsamt Berlin Dahlem bei Großlichterfelde,
Potsdamer Chaussee.
188. Purcell, Dr. W. F. Bergolit Diep. River b. Capstadt.
189. Pütter, Dr. A. Göttingen, Physiolog. Institut.
190. Rauther, Dr. Max Jena, Zoolog. Institut.
191. Rawitz, Professor Dr. B. Berlin W. 35, Blumes Hof 3.
192. Reh, Dr. L. Hamburg, Naturhistor. Museum.
193. Reibisch, Dr. J., Zoolog. Institut Kiel, Adolfstr. 59 I.
194. *Reichenbach, Professor Dr. H. Frankfurt a/M., Jahnstr. 41.
195. *Rengel, Professor Dr. C. Schöneberg (Berlin), Menzel-
[straße 31/32.
196. Reuß, Dr. Hans, Assistent an der Biolog.
Versuchsstation München, Veterinärstr. 6.
197. *Rhumbler, Professor Dr. L. Hann.Münden, Forst-Akademie.
198. Richters, Professor Dr. Ferd. Frankfurt a/M., Wiesenau 22.
199. Rohde, Professor Dr. E. Breslau, Zoolog. Institut.
200. Römer, Dr. F. Frankfurt a/M., Senckenberg.
Museum.
201. *v. Rothschild, Baron Dr. W. Tring, Herts., England.
202. *Roux, Geh. Med.-Rat Professor Dr. Wilh. Halle a/S., Anat. Institut.
203. *Samter, Dr. M. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Institut.
204. *Sarasin, Dr. Fritz Basel, }
205. *Sarasin, Dr. Paul Basel, } Spitalstr. 22.
206. *Schauinsland, Professor Dr. H., Direktor. Bremen, Humboldtstr.
207. Schleip, Dr. Waldemar, Assistent am Zoolog.
Institut. Freiburg i. Br.
208. Schmeil, Professor Dr. O. Wiesbaden, Wilhelminenstr. 42.
209. Schmitt, Dr. F. Stettin, Kronprinzenstr. 5 III.
210. Schröder, Dr. Chr., Vorsitzender der Allg.
Entomolog. Gesellschaft Husum.
211. *Schröder, Dr. Olaw, Assistent am Zoolog.
Institut Heidelberg, Zoolog. Institut.
212. Schuberg, Professor Dr. A. Berlin, Reichsgesundheitsamt.
213. Schultze, Privatdozent Dr. L. S. Jena.
214. *Schulze, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. F. E. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,
Zoolog. Institut.
215. Schwalbe, Professor Dr. G. Straßburg i/E., Schwarzwald-
straße 39.

216. Schwangart, Dr. Fritz, Wein- und Gartenbau-Anstalt Neustadt a. d. H.
217. *Seitz, Dr. A. Frankfurt a/M.
218. *Semon, Professor Dr. R. München 23, Martiusstr. 7.
219. *Simroth, Professor Dr. H. Leipzig-Gautsch, Kregelstr. 12.
220. *Spangenberg, Professor Dr. Fr. Aschaffenburg.
221. Spemann, Prof. Dr. Hans Würzburg.
222. *Spengel, Geh. Hofrat Professor Dr. J. W. Gießen.
223. *Spuler, Professor Dr. A. Erlangen, Heuwaagstr.
224. *Steche, Dr. med. Leipzig, Zoolog. Institut.
225. *Steindachner, Hofrat Dr. Frz. Wien I, Burgring 7, k. k. Hofmus.
226. Steinhaus, Dr. Otto, Assistent am Naturhist. Museum Hamburg-Hamm, Landwehrdamm 17 II.
227. Steinmann, Dr. Paul Basel, Zoolog. Anstalt.
228. *Stempell, Professor Dr. W. Münster i. W.
229. *Steuer, Dr. Adolf, Privatdozent u. Assistent am k. k. Zoolog. Institut der Universität Innsbruck, Tirol.
230. *Stiles, Dr. Charles Wardell Washington, D. C., Dept. of Agriculture.
231. Stitz, Herm., Lehrer Berlin N W., Essenerstr. 4.
232. *Strassen, Professor Dr. O. zur Leipzig, Zoolog. Institut. (Priv.-Adresse: Leipzig-Connewitz, Äußere Elisenstraße 35.
233. Streiff, Dr. Robert Gießen, Zoolog. Institut.
234. Strodttmann, Dr. S., Lehrer Helgoland.
235. Strubell, Privatdozent Dr. Ad. Bonn, Niebuhrstr. 51.
236. *v. Stummer-Traunfels, Dr. Rud. Graz.
237. Sturany, Dr. R., Assistent am k. k. Naturhist. Hofmuseum Wien I, Burgring VII.
238. Süßbach, Dr. phil., Assistent am Museum f. Meereskunde Kiel, Gerhardstr. 47.
239. Taschenberg, Professor Dr. O. Halle a/S.
240. Teichmann, Dr. E. Frankfurt a/M., Tannenstr. 7 II.
241. Thesing, Dr. Curt Steglitz bei Berlin, Arndtstr. 34 I.
242. *Thiele, Dr. Joh. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Museum für Naturkunde.
243. Tönniges, Dr. Carl, Assistent am Zool. Institut Marburg i/H., Elisabethstraße.
244. Tornier, Prof. Dr. G. Charlottenburg, Spreestr. 20.
245. *Vanhöffen, Professor Dr. E., Kustos am Berlin N., Museum für Naturkunde, Invalidenstr. 43.
246. Vajdovský, Professor Dr. F. Prag.
247. Versluys, Dr. J., Privatdozent und Assistent am Zoolog. Institut Gießen, Wilhelmstr. 41.
248. *Voigt, Professor Dr. W. Bonn, Maarflachweg 4.
249. Volk, R. Hamburg, Naturhistor. Museum.
250. Voß, Dr. Friedrich, Assistent am Zoolog. Institut. Göttingen.
251. Vosseler, Professor Dr. J. Amani, Deutsch-Ostafrika, Biol. Institut.

252. *v. Wagner, Professor Dr. Fr. Graz, Steiermark, Zool. Instit.
 253. Wahl, Dr. Bruno, Assistent an der k. k. Land-
 wirt.-bakteriol. Pflanzenstation Wien II, Trunnerstr. 1.
 254. Wandolleck, Dr. Benno Dresden-Altstadt, Zool. Museum.
 255. Wasmann, E., S.J. Luxemburg, Bellevue.
 256. Weber, Dr. L., Sanitätsrat, Leitender Arzt
 am Krankenhaus vom Roten Kreuz . . Kassel.
 257. *Weber, Professor Dr. Max. Eerbeck, Holland.
 258. *Weismann, Professor Dr. A., Wirkl. Geh.
 Rat, Exzellenz Freiburg i/B.
 259. *Weltner, Professor Dr. W. Berlin N., Invalidenstr. 43.
 Zoolog. Museum.
 260. Wenck, Wilhelm (Löbbecke-Museum, Natur-
 historische Sammlung der Stadt Düssel-
 dorf), Oberlehrer, [müllerstr. 16.
 Düsseldorf-Grafenburg, Burg-
 261. Werner, Dr. Franz. Wien V, Margarethenhof 12.
 262. Wilhelmi, Dr. J. Neapel, Zoolog. Station.
 263. Will, Professor Dr. L. Rostock.
 264. Winter, F. Frankfurt a/M., Lithographische
 Kunstanstalt Werner & Winter.
 265. Wolf, Dr. Eugen, Assistent am Senckenb.
 Museum Frankfurt a/M.
 266. *Woltereck, Professor Dr. Rich. Gautzsch b/Leipzig, Weberstr.
 267. *Wolterstorff, Dr. W., Kustos Magdeburg, Domplatz 5.
 268. *Wunderlich, Dr. Ludw., Direktor des Zoolog.
 Gartens Köln-Riehl.
 269. Zacharias, Professor Dr. O. Plön-Holstein, Biolog. Station.
 270. *Zelinka, Professor Dr. K. Czernowitz.
 271. *Ziegler, Professor Dr. H. E. Jena, Sandberge, Sedanstraße.
 272. Zimmer, Dr. Carl, Kustos am Zoolog. Institut Breslau.
 273. *Zschokke, Professor Dr. Fr. Basel, St. Johann 27.

B. Außerordentliche Mitglieder.

274. *Fischer, Dr. Gustav, Verlagsbuchhändler . Jena.
 275. Nägele, Erwin, Verlagsbuchhändler Stuttgart, Johannesstr. 3.
 276. Reinicke, E., Verlagsbuchhändler, Chef der
 Firma Wilhelm Engelmann Leipzig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

RICHARD SEMON

Die Mneme
als erhaltendes Prinzip
im Wechsel des organischen
Geschehens

== Zweite, verbesserte Auflage ==
Geh. M. 9.—; in Leinen geb. M. 10.—

Selectionsprinzip
und Probleme der Artbildung
Ein Handbuch des Darwinismus

von **Dr. Ludwig Plate**

Professor der Zoologie an der Landw. Hochschule und an der Universität Berlin

== Dritte, sehr vermehrte Auflage ==

Mit 60 Figuren im Text. gr. 8. Geh. M 12.—; in Leinen geb. M 13.—

Die neue Auflage dieses ‚Handbuches des Darwinismus‘ besitzt fast den doppelten Umfang der zweiten und dürfte in dieser erheblich bereicherten Abfassung recht viele Freunde finden. Und zwar nicht nur welche in den Kreisen der Fachgelehrten (Zoologen und Botaniker), sondern auch ebenso zahlreiche unter den Gebildeten aller Stände, welche ein nicht bloß oberflächliches Interesse an den biologischen Fragen und Problemen nehmen. Man kann dieses wegen seiner objektiven Darstellung **unbedingt wertvolle Buch** als einen Wegweiser durch das Labyrinth der darwinistischen Theorien und deren Diskussion in der Literatur ansehen, zumal letztere bereits kaum noch übersehbar ist.

Ohne sich nun mit allen Argumentationen des Verfassers solidarisch erklären zu können, stehen wir doch nicht an, die neue Auflage seines Buches als **einen der besten Kommentare** zu bezeichnen, die in neuerer Zeit zur Lehre des großen englischen Forschers geschrieben worden sind. Erklärte Darwinisten sowohl wie auch strikte Gegner der Selektionstheorie werden Plate's Schrift mit gleich großem Nutzen lesen.
(Prof. Dr. O. Zacharias, Plön.)

Lehrbuch
der
mikroskopischen Technik

von
Prof. Dr. Bernhard Rawitz

Privatdozent an der Universität Berlin

== Mit 18 Figuren im Text ==
Geh. M 12.—, in Leinen geb. M 13.20

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Die
**Entwicklung der Kontinente
und ihrer Lebewelt**

Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte

von

Dr. Theodor Arldt

Mit 17 Figuren im Text und 23 Karten.

Geheftet *M* 20.—, in Leinen gebunden *M* 21.50

Ein ausführlicher Prospekt steht zu Diensten.

**Physikalische Chemie
der Zelle und der Gewebe**

von

Dr. Rudolf Höber

Privatdozent der Physiologie an der Universität Zürich

— *Zweite, neubearbeitete Auflage* —

Mit 38 Abbildungen im Text. 8. Gebunden *M* 14.—

»Das günstige Urteil, welches der ersten Auflage dieses Werkes seinerzeit auf den Weg gegeben werden konnte, hat sich durch die baldige Erschöpfung dieser Auflage als recht allgemein herausgestellt. Die vorliegende Neuausgabe ist vielfach neu geschrieben worden und gibt auch in solcher Weise ein Zeugnis für schnelle Entwicklung der physiko-physiologischen Chemie. Man darf wohl voraussagen, daß die künftigen Auflagen sich noch schneller folgen werden, da der Kreis der Mediziner, die sich eines solchen Werkes mit Erfolg bedienen können, im lebhaften Wachstum begriffen ist.«

(Wilhelm Ostwald.)

Einführung

in die

PALÄONTOLOGIE

von

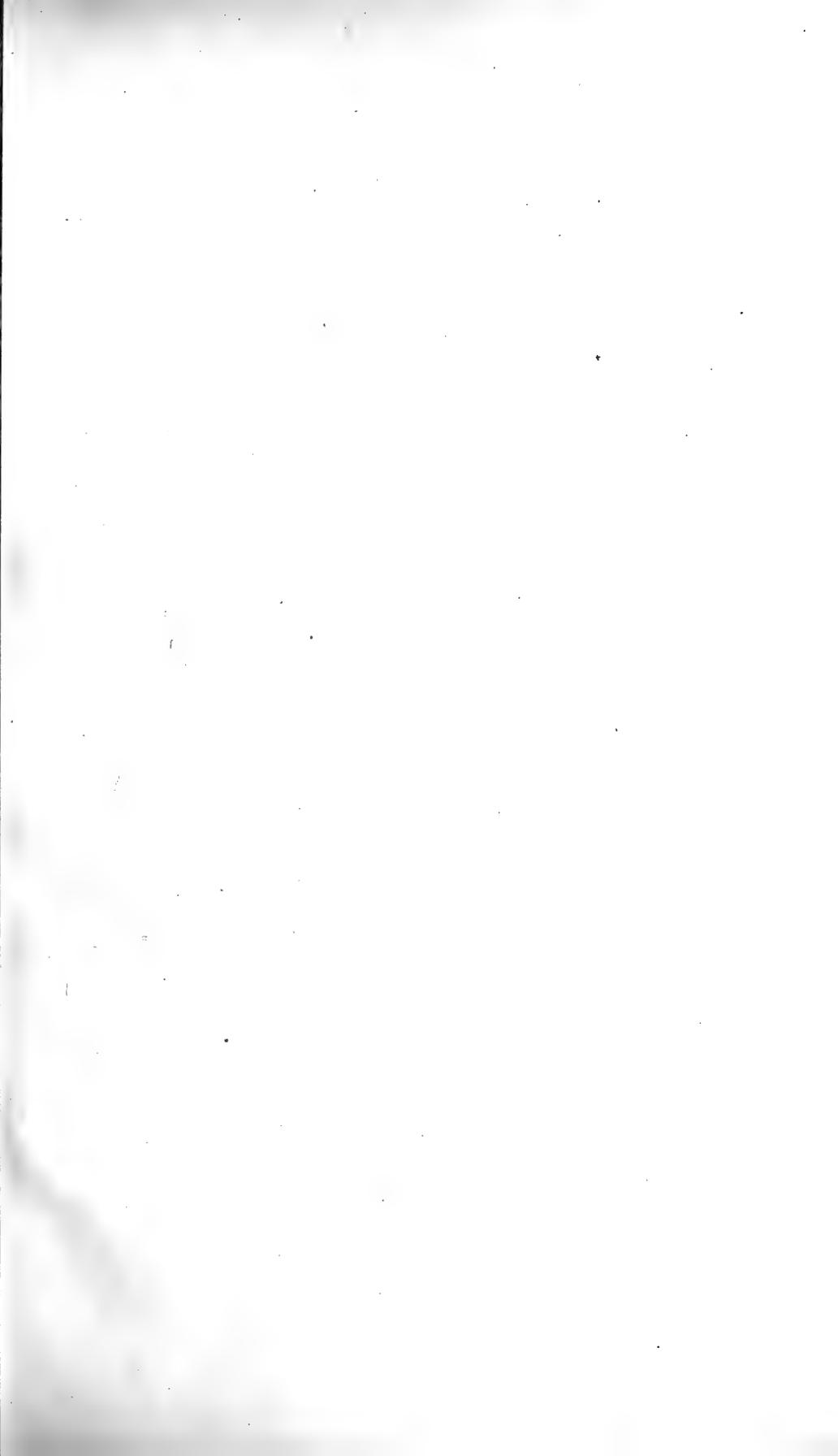
Dr. Gustav Steinmann

ord. Professor der Geologie und Mineralogie an der Universität Freiburg i. B.

— *Zweite, vermehrte und neubearbeitete Auflage* —

Mit 902 Textabbildungen. gr. 8. Geh. *M* 14.—, in Leinen geb. *M* 15.20.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig







3 2044 106 255 961

Date Due

~~AUG 5 1947~~
APR 24 1962

